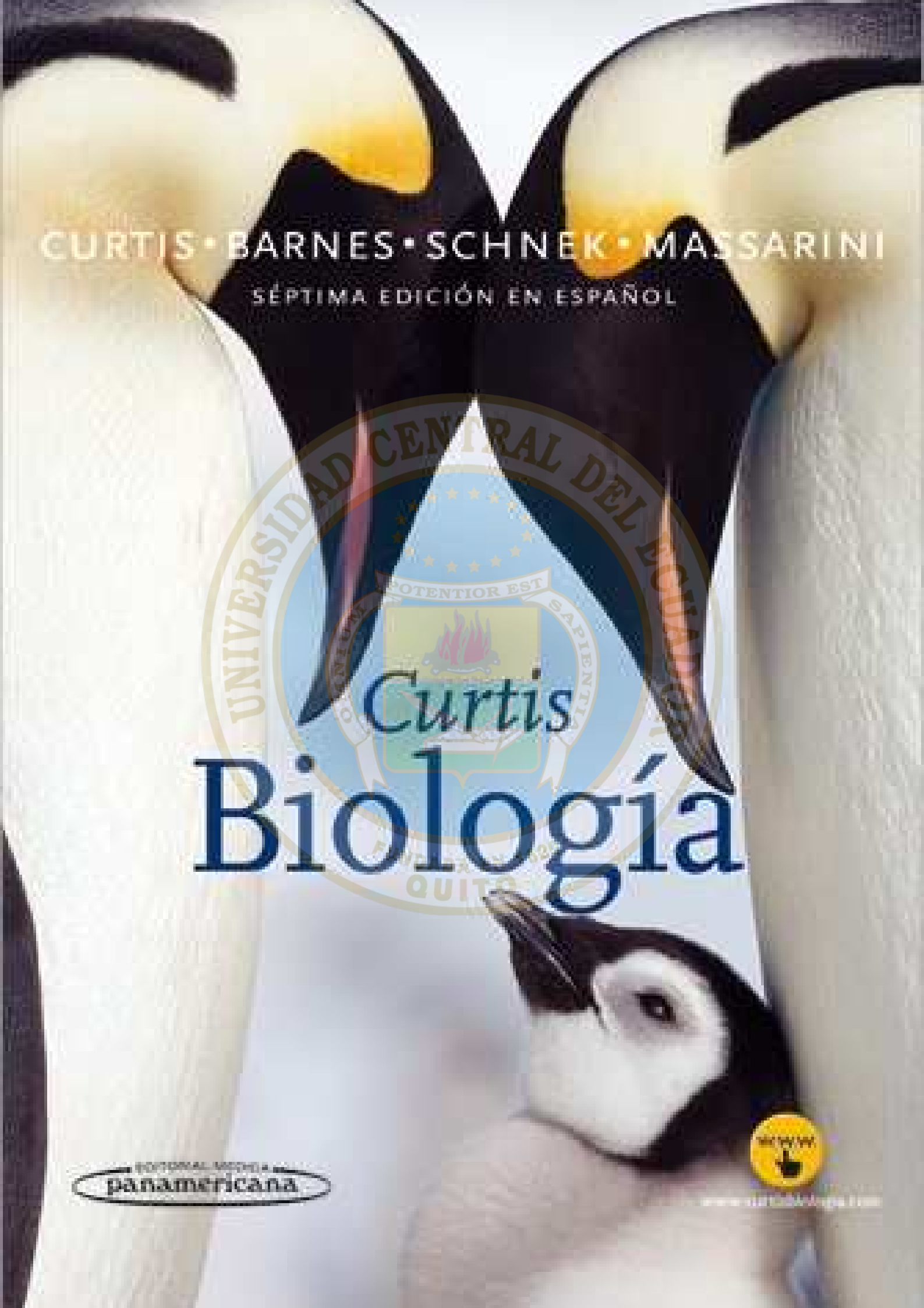
CURTIS • BARNES • SCHNEK • MASSARINI

SÉPTIMA EDICIÓN EN ESPAÑOL

Curtis Biología



UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
QUITO

EDITORIAL MÉDICA panamericana

Sistema Integrado de Bibliotecas
Biblioteca digital UCE
Calle Jerónimo Leyton y Gato Sobral – Cdla. Universitaria
+593 2230757 ext: 808 biblioteca.general@uce.edu.ec

BASE LEGAL PARA DIGITALIZACIÓN DE LIBROS CON DERECHOS DE AUTOR

El Sistema Integrado de Bibliotecas de la Universidad Central del Ecuador, digitalizará su acervo bibliográfico siempre y cuando sea para fines educativos y de investigación. No se permite la reproducción y distribución para la comercialización directa e indirecta del mismo.

La digitalización del material bibliográfico se lo realiza de acuerdo al Código Orgánico De La Economía Social de los Conocimientos, Creatividad e Innovación Art. 212 numeral 9, Literal ii "(…) Una biblioteca o archivo podrá, además, realizar los siguientes actos (…) La reproducción electrónica y comunicación pública de obras de su colección para ser consultadas gratuita y simultáneamente hasta por un número razonable de usuarios, sólo en terminales de redes de la respectiva institución o para usuarios de esa institución bajo su control, en condiciones que garanticen que no se puedan hacer copias electrónicas de esas reproducciones" y literal vii "La reproducción, adaptación, traducción, transformación, arreglo, distribución y comunicación de una obra protegida por derechos de autor o una prestación protegida por derechos conexos, en uno o más formatos accesibles para el uso exclusivo de personas con discapacidad".

Este material se considera un producto intelectual a favor de su autor; por tanto, la titularidad de sus derechos se encuentra protegida por el Código Orgánico De La Economía Social de los Conocimientos, Creatividad e Innovación. La violación a dichos derechos constituye un delito que será responsabilidad del usuario.

Este libro está disponible físicamente en:

BIBLIOTECA	Sistema integrado de biblioteca	**PISO**	
		ESTANTE	
		BANDEJA	
CONVENIO INTERINSTITUCIONAL		**UNIVERSIDAD**	

Biología
2008 - 7ª edición en español
Directoras
ADRIANA SCHNEK
ALICIA MASSARINI
Basada en la 6ª edición en español, © 2000, Editorial Médica Panamericana

© Gestora de Derechos Autorales, S.L., Madrid, España



Ilustración de cubierta
Pareja y cría de pingüinos emperadores (*Aptenodytes forsteri*). En octubre, los pingüinos emperador en edad reproductiva inician un viaje desde el océano hacia el interior de la Antártida donde buscan pareja, se reproducen y anidan. Ambos progenitores realizan alternativamente largos viajes en busca de alimento para la cría.

Los editores han hecho todos los esfuerzos para localizar a los poseedores del copyright del material fuente utilizado. Si inadvertidamente hubieran omitido alguno, con gusto harán los arreglos necesarios en la primera oportunidad que se les presente para tal fin.

Gracias por comprar el original. Este libro es producto del esfuerzo de profesionales como usted, o de sus profesores, si usted es estudiante. Tenga en cuenta que fotocopiarlo es una falta de respeto hacia ellos y un robo de sus derechos intelectuales.

Las ciencias de la salud están en permanente cambio. A medida que las nuevas investigaciones y la experiencia clínica amplían nuestro conocimiento, se requieren modificaciones en las modalidades terapéuticas y en los tratamientos farmacológicos. Los autores de esta obra han verificado toda la información con fuentes confiables a fin de asegurarse de que ésta sea completa y acorde con los estándares aceptados en el momento de la publicación. Sin embargo, en vista de la posibilidad de error humano o de cambios en las ciencias de la salud, ni los autores, ni la editorial o cualquier otra persona implicada en la preparación o la publicación de este trabajo, garantizan que la totalidad de la información aquí contenida sea exacta o completa y no se responsabilizan por errores u omisiones o por los resultados obtenidos del uso de esta información. Se aconseja a los lectores confirmarla con otras fuentes. Por ejemplo, y en particular, se recomienda a los lectores revisar el prospecto de cada fármaco que planean administrar para cerciorarse de que la información contenida en este libro sea correcta y que no se hayan producido cambios en las dosis sugeridas o en las contraindicaciones para su administración. Esta recomendación cobra especial importancia con relación a fármacos nuevos o de uso infrecuente.

EDITORIAL MEDICA panamericana

Visite nuestra página web:
http://www.medicapanamericana.com

ARGENTINA
Marcelo T. de Alvear 2145
(C1122AAG) Buenos Aires, Argentina
Tel.: (54-11) 4821-3520 / 2066 / Fax (54-11) 4821-3214
e-mail: info@medicapanamericana.com

COLOMBIA
Carrera 7ª A Nº 69-19 - Santa Fe de Bogotá D.C., Colombia
Tel.: (57-1) 345-4508 / 314-5014 / Fax: (57-1) 314-5015 / 345-0019
e-mail: infomp@medicapanamericana.com.co

ESPAÑA
Alberto Alcocer 24, 6º (28036) - Madrid, España
Tel.: (34) 91-1317800 / Fax: (34) 91-1317805 / (34) 91-4570919
e-mail: info@medicapanamericana.es

MÉXICO
Hegel Nº 141, 2º piso
Colonia Chapultepec Morales
Delegación Miguel Hidalgo C.P. 11570 México DF
Tel.: (52-55) 5262-9470 / Fax: (52-55) 2624-2827
e-mail: infomp@medicapanamericana.com.mx

VENEZUELA
Edificio Polar Torre Oeste, Piso 6, Of. 6C
Plaza Venezuela, Urbanización Los Caobos
Parroquia El Recreo, Municipio Libertador, Caracas
Depto. Capital, Venezuela
Tel.: (58-212) 793-2857/6906/3985/1666 Fax: (58-212) 793-3885
e-mail: info@medicapanamericana.com.ve

ISBN: 978-950-06-0334-8

Biología/ Helena Curtis...[et al.]; ilustrado por Pablo Bolaños; Juan Aráoz; Verónica Behrens. - 7ª ed. - Buenos Aires: Médica Panamericana
1160 p.; 28x22 cm.

ISBN 978-950-06-0334-8

I. Biología. I. Curtis, Helena II. Bolaños, Pablo, ilus. II. Aráoz, Juan, ilus. III. Behrens, Verónica, ilus.
CDD 570

IMPRESO EN CHILE

Hecho el depósito que dispone la ley 11.723.
Todos los derechos reservados.
Este libro o cualquiera de sus partes no podrán ser reproducidos ni archivados en sistemas recuperables, ni transmitidos en ninguna forma o por ningún medio, ya sean mecánicos o electrónicos, fotocopiadoras, grabaciones o cualquier otro, sin el permiso previo de Editorial Médica Panamericana S.A.

© 2008, EDITORIAL MÉDICA PANAMERICANA, S.A.
Marcelo T. de Alvear 2145 - Buenos Aires - Argentina

Esta edición se terminó de imprimir y encuadernar en el mes de enero de 2008
en los talleres de RR Donnelley Chile, Ltda.
Antonio Escobar Williams 590,
Cerrillos, Santiago de Chile

Material protegido por derechos de autor

Capítulo 9 Las bases químicas de la herencia: el DNA y su replicación 172
La química de la herencia 172
El material genético: ¿DNA o proteínas? 172
La pista del DNA 173
Los experimentos con bacterias y el factor transformador 173
La estructura del DNA: un polímero de nucleótidos 173
Los experimentos con bacteriófagos: la reivindicación del DNA 174
Evidencia adicional en favor del DNA 175
Cómo está contenida la información en la molécula de DNA 175
El modelo de Watson y Crick 176
Ensayo 9-1 ¿Quién hubiera podido descubrirlo? 177
Ensayo 9-2 Detrás de todo gran descubrimiento... Rosalind Franklin y la estructura del DNA 178
El mecanismo de replicación del DNA 179
Ensayo 9-3 Una confirmación de la replicación semiconservativa 180
El mecanismo general de la replicación del DNA 181
Recuadro 9-1 Enzimas y otras proteínas de la replicación 182
Corrección de errores 183
Energética de la replicación del DNA 185
La DNA polimerasa como herramienta de multiplicación: PCR 188
El DNA como portador de información 187
Recuadro 9-2 El DNA en boca de todos 187
En síntesis 187
Cuestionario 189



Capítulo 10 El flujo de información genética: los caminos del DNA a la proteína 191
La evolución del concepto de gen 192
El flujo de información dentro de la célula 192
El código genético 193
Recuadro 10-1 Golpe a las ideas lamarckianas 193
Ensayo 10-1 El mensajero evasivo 194
Recuadro 10-2 Se descubren nuevos aminoácidos 195
La universalidad del código genético 195
La transcripción: del DNA al RNA 195
El mecanismo de transcripción: síntesis del RNA mensajero 195
El procesamiento del RNA mensajero 199
La traducción: del RNA al polipéptido 200
El RNA ribosómico y los ribosomas 200
El RNA de transferencia, un adaptador entre los aminoácidos y el mRNA 200
El proceso de síntesis de polipéptidos 201
Recuadro 10-3 Algunas diferencias entre bacterias y eucariontes 202
Recuadro 10-4 Un ataque a la síntesis proteica: los antibióticos 204
Una redefinición de las mutaciones 206
Ensayo 10-2 La diversidad de conceptos de gen 207
Una revisión del concepto de gen 207
En síntesis 208
Cuestionario 209

Capítulo 11 La regulación de la expresión génica 211
El genoma procarionte 211
Regulación de la expresión génica en procariontes 212
El modelo del operón 213
El genoma eucarionte 215
Cantidad de DNA 215
Genes interrumpidos por intrones 215
Gran proporción de DNA intergénico 215
Secuencias repetidas 216
Ensayo 11-1 Genomas: genes y regiones intergénicas 217
Recuadro 11-1 Los curiosos números de nuestro genoma 216
Recuadro 11-2 Familias de genes 218
Recuadro 11-3 Genómica comparada 218
Estructura cromosómica: una asociación íntima entre DNA y proteínas 218
El genoma eucarionte: una organización compleja 220
La regulación de la expresión génica en los eucariontes 220
El control de la transcripción 221
El transporte del mRNA del núcleo al citoplasma 223
La traducción de los mRNA en proteínas en el citoplasma 223
La degradación del mRNA 225
La expresión génica en animales: transgénicos y clones 225
Recuadro 11-4 El descubrimiento del silenciamiento génico 225
Recuadro 11-5 Microchips de DNA 227
En síntesis 228
Cuestionario 229

Material protegido por derechos de autor

Capítulo 12 Comunicación celular 230
Mecanismos generales de comunicación celular 230
El reconocimiento de la señal 231
La interacción de la molécula señal con su receptor 231
Recuadro 12-1 Características de la unión ligando-receptor 232
Los receptores intracelulares 232
Los receptores de membrana 233
Receptores de membrana asociados con canales iónicos 233
Recuadro 12-2 Patch clamp 234
Receptores de membrana asociados con enzimas 234
Receptores de membrana acoplados a proteínas G 235
Transmisión de la señal al interior de la célula 236
Recuadro 12-3 Las proteínas G heterotriméricas: estructura, regulación y mecanismos de señalización 237
Proteínas G que interactúan con los receptores en la transducción de la señal 238
Los segundos mensajeros 239
Recuadro 12-4 ¿Cómo medir el aumento de calcio citoplasmático? 243
Transducción del mensaje por cascadas de activación de cinasas 243
Interacción entre las distintas vías de señalización 243
El final de la vía: la respuesta biológica 246
En síntesis 246
Cuestionario 247

Capítulo 13 Elementos genéticos móviles 248
La transferencia de genes 248
Los plásmidos y la conjugación 249
El plásmido F: un factor de fertilidad 249
El plásmido R: un vector de genes de resistencia 250
Adquisición de fragmentos del medio: la transformación 250
Recuadro 13-1 Resistencia a las drogas antimicrobianas 251
Los virus: parásitos intracelulares 251
La infección viral 252
Los virus como vectores 253
Ensayo 13-1 "Señor, estoy completamente lisada" 254
Genes móviles: los transposones 256
Ensayo 13-2 "Era divertido..." 258
Las estrategias de recombinación 258
Genes, virus y cáncer 259
Los virus: unidades de información genética 260
Evolución de los virus 260
Viroides y priones 261
Recuadro 13-2 Encefalopatías espongiformes 262
En síntesis 263
Cuestionario 265

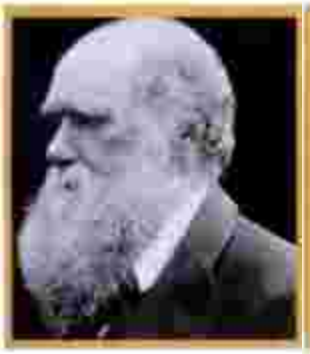
Capítulo 14 La manipulación de la información genética 266
La tecnología del DNA recombinante 266
Las herramientas del oficio 267
Una batería de enzimas 267
Recuadro 14-1 Enzimas de restricción 267
Las materias primas 269
Vectores para el transporte de secuencias de DNA 270
Vectores para procariontes 270
Vectores para eucariontes 272
Las técnicas para manipular el DNA 273
La hibridación: localización de fragmentos específicos de DNA 273
La secuenciación del DNA 274
La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) 276
Ensayo 14-1 El Proyecto Genoma Humano 277
Las técnicas y las herramientas en acción 278
La clonación molecular: obtención de una población genéticamente homogénea 278
Las aplicaciones de la biotecnología moderna 280
Análisis *in vitro* de la expresión génica 281
La obtención de proteínas recombinantes 281
Recuadro 14-2 La primera proteína recombinante 281
Microorganismos recombinantes 282
Animales transgénicos 282
Recuadro 14-3 Animales transgénicos como biorreactores 283
Las plantas transgénicas 283
La secuenciación de genomas completos 284
Silenciamiento del RNA 285
Recuadro 14-4 Banco de genes 285
Recuadro 14-5 Biotecnología y bioinformática 285
Algunos cuestionamientos éticos 286
Ensayo 14-2 Organismos genéticamente modificados 287
En síntesis 288
Cuestionario 289

Capítulo 15 Desarrollo: la ejecución de un programa genético 290
La mosca de la fruta *Drosophila* melanogaster 291
El desarrollo embrionario de *Drosophila* 291
El "diseño corporal" de *Drosophila* durante el desarrollo 293
Establecimiento de los ejes corporales 293
Recuadro 15-1 Discos imaginales 293
Los orígenes de la asimetría del embrión 295
Los gradientes de morfógenos 295
Generación de unidades repetitivas 297
Identificación de los genes que controlan la formación del embrión 297
Genes de efecto materno y genes de efecto cigótico 298
Diferenciación de unidades repetitivas 300
Recuadro 15-2 Las bases moleculares del establecimiento de unidades repetitivas 301

Material protegido por derechos de autor

Transformaciones homeóticas 301
Mutaciones homeóticas en *Drosophila* 302
Genes Hox 302
La evolución del desarrollo de los animales **303**
Los genes Hox y el nacimiento de Evo-Devo 305
Los genes Hox y una nueva paradoja sobre la evolución del desarrollo animal 305
Nuevas direcciones en el campo de la biología del desarrollo **306**
En síntesis **307**
Cuestionario **308**

Capítulo 16 Genética, medicina y sociedad **309**
Las enfermedades de origen genético **310**
Alteraciones cromosómicas 310
Recuadro 16-1 Preparación de un cariotipo 311
Enfermedades monogénicas 313
Enfermedades multifactoriales 315
Ensayo 16-1 El desarrollo tumoral y las herramientas terapéuticas de la medicina moderna 317
El diagnóstico de las enfermedades genéticas **319**
El diagnóstico mediante técnicas de análisis del DNA 320
El diagnóstico prenatal 321
El asesoramiento genético 323
El tratamiento de las enfermedades genéticas **323**
La terapia génica 323
Las controversias sobre la terapia génica 324
Ensayo 16-2 Algunas reflexiones éticas 325
Proyecto Genoma Humano **325**
Ensayo 16-3 La genética médica y sus dilemas 326
En síntesis **327**
Cuestionario **328**



Sección 4
Evolución

Capítulo 17 Evolución: historia de la teoría y sus evidencias **331**
El camino hacia la teoría de la evolución **331**
Ideas evolutivas en la Grecia antigua 332
Ideas evolutivas en la Modernidad 332
La construcción de la teoría de Darwin **335**
El viaje a bordo del *Beagle* 335
La teoría de Darwin: muchas preguntas encuentran su respuesta 336
Evidencias del proceso evolutivo **339**
Evidencias que provienen de la observación directa 339
Ensayo 17-1 El paradigma evolucionista 340
Ensayo 17-2 El otro Darwin 341
Evidencias que provienen de la biogeografía 342
Evidencias que provienen del registro fósil 343
Ensayo 17-3 El registro en las rocas 345
Evidencias que provienen de la homología 346
Evidencias que provienen de la imperfección de la adaptación 347
Después de Darwin **348**
La teoría de la evolución hoy **349**
Ensayo 17-4 "Heredarás el viento": la discusión continúa 350
En síntesis **351**
Cuestionario **352**

Capítulo 18 Las bases genéticas de la evolución **353**
Principios básicos de la genética de poblaciones **353**
¿Qué es una población? 353
Frecuencias genotípicas y frecuencias alélicas 354
Apareamiento al azar: panmixia 355
Un estado estacionario: el equilibrio de Hardy–Weinberg **355**
El concepto de aptitud **356**
La variabilidad: materia prima del cambio evolutivo **357**
Experimentos de reproducción y variabilidad oculta 357
La cuantificación de la variabilidad 357
La variabilidad y la aptitud 359
Origen y preservación de la variabilidad genética **360**
Cambios en el genotipo: las mutaciones 360
Combinaciones nuevas: la reproducción sexual 361
Mecanismos que promueven la exogamia 361
Ensayo 18-1 ¿Por qué sexo? 362
Una doble dotación cromosómica 362
Recuadro 18-1 Acerca de la eugenesia 362
En síntesis **364**
Cuestionario **365**

Capítulo 19 Los procesos del cambio evolutivo **366**
Procesos que cambian las frecuencias génicas **366**
Un doble papel para las mutaciones 366
Flujo de genes: ingreso o egreso de alelos en una población 367
La derivagenética 367
Elecciones no aleatorias: el apareamiento preferencial 369

Material protegido por derechos de autor

La selección natural 370
La selección natural y el mantenimiento de la variabilidad 370
Ensayo 19-1 Grupos sanguíneos humanos: un acertijo 371
La selección natural: acción sobre el fenotipo completo 371
Recuadro 19-1 Heterosis o vigor híbrido 372
Diversos tipos de selección natural 372
Selección normalizadora 372
Selección disruptiva 374
Selección direccional 374
Selección dependiente de la frecuencia 375
Selección sexual 375
El resultado de la selección natural: la adaptación 375
Adaptación al ambiente físico: clinas y ecotipos 376
Interacciones interespecíficas y adaptación: coevolución 376
Recuadro 19-2 Clinas adaptativas: gradientes de variación 378
La adaptación bajo la lupa 378
Interpretaciones alternativas 381
Aptación, adaptación, exaptación 381
En síntesis 383
Cuestionario 384

Capítulo 20 Sobre el origen de las especies 386
Hacia el concepto de especie 386
Barreras entre especies: los mecanismos de aislamiento reproductivo 387
El proceso de especiación 387
Mecanismos de especiación: algunos modelos 387
Recuadro 20-1 Las barreras geográficas y sus consecuencias 391
Ensayo 20-1 La desintegración de Pangaea 392
Arquitectura genética del aislamiento reproductivo: las bases genéticas de la especiación 394
Recuadro 20-2 Los genes del aislamiento 396
Origen de nuevas especies: algunas respuestas para una vieja pregunta 396
En síntesis 396
Cuestionario 397

Capítulo 21 Macroevolución: la historia de la vida 398
La evolución a gran escala: procesos y patrones macroevolutivos 398
Características similares: la evolución convergente 398
Características disímiles: la evolución divergente 399
El cambio gradual y continuo en el nivel macroevolutivo 400
El cambio discontinuo en el nivel macroevolutivo 402
Radiación adaptativa: una diversificación repentina 403
Se termina un linaje: la extinción 404
La evolución: un proceso contingente 405
Representaciones de la historia de la vida: la idea de progreso 406
Ensayo 21-1 Una catástrofe planetaria 407
El modelo de los equilibrios intermitentes 407
Recuadro 21-1 Nuevas miradas del árbol de la vida: ¿ramas o tramas? 408
Principales transiciones en la historia de la vida 409
Ensayo 21-2 *Equus*: estudio de un modelo 410
El reinado de las bacterias 411
El origen de los animales 411
La radiación de los mamíferos 413
Ensayo 21-3 Biología del desarrollo + evolución: un nuevo campo de la biología evolutiva 414
Ensayo 21-4 Dinosaurios de la Patagonia: una pieza clave para reconstruir la historia del linaje 416
En síntesis 416
Cuestionario 417

Capítulo 22 La evolución de los homínidos 418
La evolución de los primeros primates 418
Las principales líneas de la evolución de los primates 419
Recuadro 22-1 La familia Leakey 420
Homo sapiens y nuestros parientes vivos más cercanos: los antropomorfos actuales 420
Hacen su aparición los homínidos 423
Los primeros ejemplares 423
Recuadro 22-2 ¿Homínidos u homininos? 424
Ensayo 22-1 Las huellas de pisadas 425
Las pistas del género *Homo* 426
Homo habilis y la construcción de herramientas 427
Homo erectus, *Homo ergaster* y el uso del fuego 427
Recuadro 22-3 Técnica de datación 427
Recuadro 22-4 Nuevo hallazgo de los Leakey 428
Relaciones entre las especies de *Homo* 428
Recuadro 22-5 El uso de herramientas 432
El origen de los humanos modernos 432
Ensayo 22-2 La diversidad de nuestra especie: ¿existen las razas? 433
Recuadro 22-6 Reloj mitocondrial 433
Ensayo 22-3 Primeros europeos: cuando los africanos descubrieron Europa 435
La gran expansión 435
Procesos y patrones en la evolución humana 436
En síntesis 437
Cuestionario 439

Material protegido por derechos de autor



Sección 5 La diversidad de la vida

Capítulo 23 La clasificación de los organismos 441
La necesidad de una clasificación 441
¿Qué es una especie? 442
Designación de las especies 443
La clasificación jerárquica 443
Sistemática y evolución 446
El cladismo y el ideal monofilético 447
Ensayo 23-1 Algunos elementos con los que se construye un cladograma 448
Otras escuelas sistemáticas 449
La sistemática molecular 450
Secuenciación de macromoléculas y reloj molecular 450
Bioinformática y genómica comparada 451
La clasificación de los reinos y los dominios 451
En síntesis 452
Cuestionario 454

Capítulo 24 Bacteria y Archaea: los procariontes 455
Los dueños del planeta 455
Un lugar en la historia natural 456
Ensayo 24-1 En la búsqueda de agentes causales de enfermedad 457
La clasificación de los procariontes 457
Ensayo 24-2 La tercera forma de vida 458
La diversidad de los procariontes 458
El dominio Bacteria 458
El dominio Archaea 458
El hábitat de los procariontes 458
Características de Bacteria y Archaea 459
El tamaño celular 459
Morfología celular 460
Organización celular 461
Recuadro 24-1 El interés por las Archaea 461
Recuadro 24-2 Bacterias patógenas 463
Movilidad 466
Mecanismos de orientación 466
Reproducción y variabilidad genética 466
Energía y nutrición 467
Procariontes fotótrofos 467
Ensayo 24-3 El uso de antibióticos 468
Procariontes quimiolitótrofos 470
Procariontes quimioheterótrofos 471
Recuadro 24-3 Trabajo en conjunto: sintrofia 473
Ecología microbiana en los océanos 473
El ciclo microbiano 473
Ensayo 24-4 Dinosaurios microbianos 474
El control de las poblaciones de bacterias 474
En síntesis 475
Cuestionario 477

Capítulo 25 Eukarya I: los protistas, eucariontes heterogéneos 479
Historia de una clasificación conflictiva 480
Recuadro 25-1 Las llamadas algas 481
Mechones de pelos: stramenopilos 483
Feofitas o algas pardas 483
Ensayo 25-1 Endosimbiosis secundaria y terciaria 484
Diatomeas o bacilariofitas 485
Mohos acuáticos u oomicetos 485
Otros grupos de stramenopilos 486
Vesículas de almacenamiento de calcio: los alveolados 486
Ciliados o cilióforos 486
Dinoflagelados 487
Apicomplejos o esporozoos 487
Ensayo 25-2 Malaria: una infección parasitaria tropical 488
Prolongaciones citoplasmáticas: los rizópodos 489
Diferentes pero cercanos: los eugienozoos 489
Euglenoides 489
Cinetoplástidos 490
Sin cloroplastos ni mitocondrias: los metamonadinos 490
Unicelulares y pluriceluiares: micetozoarios 490
Ensayo 25-3 La enfermedad de Chagas 491
Recuadro 25-2 Metamonadinos en acción 492
Cubiertas porosas: los foraminíferos 492
Las algas rojas o rodófitas 493
Un árbol en discusión 494
Ensayo 25-4 Los organismos no saben de Reinos 494
En síntesis 495
Cuestionario 496

Capítulo 26 Eukarya II: el linaje de las algas verdes y las plantas 497
Numerosos intentos de clasificación 497
Una visión cladística para la línea verde 498
Pluricelularidad incipiente y avanzada 498
De unicelulares a multicelulares: clorofitas y ulvofitas 498
Tejidos diferenciados: aparece el parénquima 500
La transición a la tierra 500
El antecesor de las embriofitas 503
De poros simples a estomas 503

Material protegido por derechos de autor

Sin estomas verdaderos: marcantiofitas 503
Tallos incipientes y tallos conductores 504
Las briofitas o "musgos" 504
Vasos conductores: las traqueofitas 504
Sin semillas y con semillas 505
Recuadro 26-1 La alternancia de generaciones 506
Filicofitas: los helechos 506
La aparición de la semilla 506
Semillas con protección y sin ella 507
Portadoras de conos: coniferofitas 507
Cuando aparece la flor 508
Recuadro 26-2 Gingkofitas y cicadofitas 508
En síntesis 513
Cuestionario 515

Capítulo 27 Eukarya III: el linaje de los hongos 516
El antecesor hipotético de los hongos y los animales 516
Características de los hongos 517
Recuadro 27-1 Superar los límites de la unicelularidad 519
Ciclos de vida y estructuras reproductivas 520
Quitridiomicetos: hongos con esporas flageladas 525
Cigomicetos: reproducción sexual por fusión de gametangios 521
Ensayo 27-1 Microorganismos simbiontes en hojas y raíces 522
Ensayo 27-2 ¡Listos, apunten, fuego! 524
Glomeromicetos: simbiontes obligados propagados por clamidosporas 524
Ascomicetos: esporas sexuales en pequeños sacos 526
Basidiomicetos: esporas sexuales sobre basidios 526
Recuadro 27-2 El pan de la locura 527
Recuadro 27-3 Brujas, ovnis y hongos 528
Los hongos imperfectos 529
Recuadro 27-4 Hongos depredadores 530
Relaciones simbióticas de los hongos 530
Los líquenes, colonizadores exitosos 535
Micorrizas, una próspera asociación 531
En síntesis 533
Cuestionario 534

Capítulo 28 Eukarya IV: el linaje de los animales I 535
¿Qué son los animales? 535
El origen de los animales y su clasificación 536
Ensayo 28-1 Los vericuetos de la clasificación 537
Animales constituidos por tejidos que se disgregan: las esponjas 539
Verdaderos animales: eumatozoos 541
Simetría radial: cnidarios y ctenóforos 541
Los hidrozoos, pólipos coloniales 542
Recuadro 28-1 Cuando proliferan las medusas 543
Escifozoos, medusas aguavivas 545
Antozoos, "flores y arbustos marinos" 545
Animales con simetría bilateral 545
Recuadro 28-2 Los arrecifes de coral 546
Platelmintos: gusanos planos 547
Turbelarios, gusanos planos de vida libre 548
Trematodos y cestodos, parásitos altamente especializados 549
Ensayo 28-2 El problema de la esquistosomiasis 550
Boca primitiva: los protóstomos 551
Los moluscos: lofotrocozoos de cuerpo blando 551
Lofotrocozoos segmentados: los anélidos 558
Ecdisozoos con cuerpos articulados: los artrópodos 561
Ensayo 28-3 Arañas: leyendas y realidades 566
Recuadro 28-3 Comunicación por feromonas 569
Ecdisozoos con cuerpos cilíndricos: los nematodos 569
Recuadro 28-4 Nematodos parásitos del hombre 571
En síntesis 572
Cuestionario 575

Capítulo 29 Eukarya V: el linaje de los animales II 576
Boca secundaria: los deuteróstomos 576
Animales espinosos: los equinodermos 576
Animales con faringe perforada 579
Hemicordados: gusanos bellota 580
Aparición de la notocorda: los cordados 580
Ensayo 29-1 Origen de los cordados y los vertebrados 582
Animales con soporte interno: los vertebrados 583
Aparición de las mandíbulas: los gnatostomados 583
Gnatostomados cartilaginosos: los condrictios 583
Gnatostomados con hueso: los osteíctios 584
Los sarcopterigios en la transición al medio terrestre 584
Recuadro 29-1 Los peces con aletas lobuladas 585
Doble vida: los anfibios 585
La aparición del huevo amniota 587
Escamas y plumas: los saurópsidos 587
Pelos y mamas: los mamíferos 587
Reptiles voladores: las aves 587
Pelos, mamas, molares y orejas: los mamíferos 588
Recuadro 29-2 Mamíferos en todos los ambientes: corredores, cavadores, arborícolas, voladores y nadadores 589
En síntesis 591
Cuestionario 593

Material protegido por derechos de autor



Capítulo 30 Los tejidos, órganos y sistemas de los vertebrados 555

Homo sapiens, un vertebrado mamífero

De unicelulares a multicelulares: células y tejidos 597

Por fuera de las células: la matriz extracelular 598

Las uniones entre células 598

Un tejido de revestimiento: el tejido epitelial 598

Tejidos conjuntivos: un grupo diverso 601

Ensayo 30-1 Evolución de los sistemas de sostén 602

Movimientos por contracción: el tejido muscular 603

Recepción, elaboración y transmisión: el tejido nervioso 604

Los órganos y sistemas de órganos 604

Ensayo 30-2 Medicina regenerativa, ingeniería de tejidos y *stem cells* 607

En síntesis 608

Cuestionario 609

Capítulo 31 El sistema nervioso: estructura y función 611

La evolución de los sistemas nerviosos 611

Importancia del sistema nervioso 613

La neurona: la unidad estructural y funcional del sistema nervioso 613

Recuadro 31-1 Cultivo de neuronas

El sistema nervioso de los vertebrados

El sistema nervioso central: médula espinal y encéfalo 615

El sistema nervioso periférico: vías sensitivas y motoras 16

El impulso nervioso: una corriente de información 619

El potencial de membrana y las señales eléctricas 619

Las bases iónicas de los potenciales de membrana 623

Propagación del impulso nervioso 6

La sinapsis: transmisión de información entre neuronas 624

Fisiología de las sinapsis químicas 625

Recuadro 31-2 Transmisión química del impulso nervioso 627

Los transmisores químicos 627

Ensayo 31-1 Opiáceos endógenos: las endorfinas 628

La integración de la información simpática 629

En síntesis 631

Cuestionario 633

Capítulo 32 Procesamiento sensorial y respuesta motora 634

Procesamiento sensorial: la iniciación del impulso nervioso 635

Codificación de la información sensorial 635

Canales de entrada de información: los receptores y las vías sensoriales 635

La información sensorial y su utilización 636

Los principales sistemas sensoriales de los animales 636

El sistema somatosensorial 636

Los sistemas químicos 637

Los sistemas auditivo y vestibular 37

Ensayo 32-1 Comunicación química en los mamíferos 638

El sistema visual 639

La respuesta a la información: la contracción muscular 641

Recuadro 32-1 Conos y bastones 642

La estructura del músculo esquelético 642

La maquinaria contráctil de los músculos 644

La unión neuromuscular 645

La unidad motora 646

Integración sensoriomotora durante el movimiento 648

Recuadro 32-2 Drogas que actúan sobre la unión neuromuscular 647

En síntesis 648

Cuestionario 648

Capítulo 33 Procesamiento de la información 651

El encéfalo de los vertebrados 652

Rombencéfalo y mesencéfalo: tronco cerebral y cerebelo 652

El prosencéfalo: diencéfalo y telencéfalo 654

La corteza cerebral 655

Recuadro 33-1 La neurociencia y sus métodos

Cerebro derecho e izquierdo 657

Procesamiento subcortical 658

La formación reticular: conciencia y atención 658

El sistema límbico: comportamiento instintivo, motivación y emociones 659

Aprendizaje y memoria 660

Bases neurofisiológicas de la memoria y el aprendizaje 660

Material protegido por derechos de autor

Ensayo 33-1 La enfermedad de Alzheimer 661
Funciones cerebrales superiores 661
El lenguaje 662
Ensayo 33-2 Percepción, ilusiones y alucinaciones 663
Ensayo 33-3 ¿Se puede regenerar el sistema nervioso? 663
Plasticidad neuronal 665
Modificación sináptica 665
Ensayo 33-4 Rita Levi-Montalcini: biografía de una mujer con "factor de crecimiento" 666
En síntesis 667
Cuestionario 669

Capítulo 34 El sistema endocrino 670
Evolución y diversidad de los sistemas endocrinos 671
Glándulas endocrinas y hormonas 672
Centros de integración: el hipotálamo y la hipófisis 673
El eje hipotálamo–hipofisario 673
La adenohipófisis 675
La neurohipófisis 676
La glándula tiroides: producción de tiroxina y calcitonina 676
Las paratiroides: producción de parathormona 676
Glándulas mixtas: las suprarrenales 677
Corteza suprarrenal: glucocorticoides y mineralocorticoides 677
Médula suprarrenal: adrenalina y noradrenalina 678
El páncreas endocrino: control hormonal de la glucemia 678
La glándula pineal 679
Otros tejidos endocrinos 680
Otras hormonas y sus funciones 680
Angiotensinas: regulación de la volemia y la presión sanguínea 680
Hormonas digestivas y leptina 680
Ensayo 34-1 Ritmos circadianos 681
Hormonas de acción local: prostaglandinas 682
Mecanismos de acción de las hormonas 682
Interacciones entre el sistema endocrino y el nervioso 682
En síntesis 683
Cuestionario 685

Capítulo 35 La respiración 686
La difusión de los gases 686
Evolución y diversidad de los sistemas respiratorios 686
Características de los órganos respiratorios 688
El sistema respiratorio humano 690
El mecanismo de la ventilación 691
Ensayo 35-1 Los enemigos de la buena respiración 692
Transporte e intercambio de gases 693
La hemoglobina, transportador de oxígeno 693
Intercambio de gases con los tejidos 694
La regulación de la ventilación 694
El control nervioso de la ventilación 694
En síntesis 695
Cuestionario 697

Capítulo 36 La circulación 699
Evolución y diversidad de los sistemas cardiovasculares 699
Un tejido fluido: la sangre 699
El plasma 693
Las células sanguíneas 696
La coagulación sanguínea 704
Una bomba poderosa: el corazón 702
El corazón humano 702
Recuadro 36-1 Fases de la coagulación 703
El latido cardíaco 704
El corazón como órgano secretor 705
Los vasos sanguíneos 705
Presión sanguínea y perfusión 705
El centro de regulación cardiovascular 707
Los capilares y la difusión de sustancias 708
Un sistema recolector: el sistema linfático 708
Recuadro 36-2 Las enfermedades del corazón y de los vasos sanguíneos 709
En síntesis 710
Cuestionario 716

Capítulo 37 La digestión 712
La evolución de los sistemas digestivos 712
El tubo digestivo de los vertebrados 713
Ensayo 37-1 Las preguntas acerca de la digestión 714
Procesamiento inicial del alimento: la boca 716
Deglución: la faringe y el esófago 716
Almacenamiento y licuación: el estómago 716
Digestión y absorción: el intestino delgado 718
Principales glándulas anexas: páncreas e hígado 719
Recuadro 37-1 El transporte de colesterol 726
Control endocrino y nervioso de la función intestinal 720
Recuadro 37-2 El cólera 722
Absorción ulterior y eliminación: el intestino grueso 722
La regulación de la glucosa sanguínea 722
Ensayo 37-2 Por falta y por exceso: problemas nutricionales que persisten 724
Algunos requerimientos nutricionales 724
Recuadro 37-3 Los antioxidantes 725
En síntesis 727
Cuestionario 723

Material protegido por derechos de autor

Capítulo 38 Tasa metabólica y regulación térmica 730

La tasa metabólica 730
Medición de la producción metabólica de calor 730
Tasa metabólica y temperatura 731
Estrategias frente a los cambios de temperatura ambiente 731

Los animales termoconformadores 732
Adaptaciones a temperaturas extremas 732
Recuadro 38-1 La vida en suspensión 733

La regulación de la temperatura corporal 734
El equilibrio térmico 734
El hipotálamo: termostato de los mamíferos 734
Recuadro 38-2 Sistemas de integración y control 735
Regulación térmica en el frío 736
Regulación térmica frente al calor 737
Tasa metabólica y tamaño corporal 737

En síntesis 739
Cuestionario 740

Capítulo 39 Excreción y equilibrio hídrico 742

La excreción: un proceso de depuración del medio interno 742
Regulación osmótica e iónica: un delicado equilibrio 743
Diversidad de los sistemas excretores: una perspectiva evolutiva 743
Los problemas del medio terrestre 745
Excreción de productos nitrogenados 745

Un órgano excretor muy eficiente: el riñón de los vertebrados 746
Filtración glomerular 746
Reabsorción y secreción tubular 747
Mecanismo de concentración de la orina 747
Control endocrino de la función renal 749

En síntesis 751
Cuestionario 753

Capítulo 40 La respuesta inmunitaria 754

La evolución de los sistemas inmunitarios 754
Recuadro 40-1 Los antecedentes de la inmunología moderna 755

La respuesta inmunitaria innata 755
La primera barrera de defensa: la piel y las mucosas 756
Mecanismos de reconocimiento de patógenos receptores de reconocimiento de patrones y patrones moleculares asociados con los patógenos 757
Recuadro 40-2 La inmunología moderna 758
El componente humoral 758
El componente celular 760

El complejo mayor de histocompatibilidad 760
Genes de clase I, II y III 760
Sistema de antígenos leucocitarios humanos (HLA) y enfermedad 761

La respuesta inmunitaria adaptativa 762
Los órganos del sistema inmunitario 762
Ensayo 40-1 Los hijos de los desaparecidos: de las pruebas de anticuerpos del CMH a las nuevas técnicas de biología molecular 763

Los linfocitos B y la producción de anticuerpos 764
Una gran diversidad de anticuerpos 764
Ensayo 40-2 Anticuerpos monoclonales 765
Recuadro 40-3 La paradoja de la inmensa variedad de anticuerpos y el limitado número de genes 766
La función de los anticuerpos 767

Los linfocitos T y la inmunidad mediada por células 768
Diferenciación de los linfocitos T: células helper que expresan CD4 (CD4+) y células citotóxicas que expresan CD8 (CD8+) 768
Activación de los linfocitos B 770
Activación de los linfocitos T 770
Ensayo 40-3 Certificado de defunción para la viruela 771
Las citocinas en la inmunidad adaptativa 771

El cáncer y la respuesta inmunitaria 772
El desafío de los trasplantes de tejido 772
Los trasplantes de órganos 772
Las transfusiones de sangre 773

Algunas patologías del sistema inmunitario 774
Un ataque contra lo propio: enfermedades autoinmunitarias 774
Recuadro 40-4 Tolerancia inmunitaria 775
Hipersensibilidad: las alergias 775
Inmunodeficiencias: la enfermedad del SIDA 776

Aplicaciones inmunoterapéuticas 777
El desarrollo de memoria inmunológica: las vacunas 777
Recuadro 40-5 ¿Cómo se transmite el virus HIV? 778

En síntesis 778
Cuestionario 781

Capítulo 41 La reproducción 782

Tipos de reproducción 782
Recuadro 41-1 La plasticidad sexual 783

El sistema reproductor masculino de los mamíferos 783
La formación de los espermatozoides 783
El trayecto de los espermatozoides 785
La erección del pene y el orgasmo en el macho 786
El papel de las hormonas sexuales y su regulación 786
Recuadro 41-2 Esteroides anabólicos 787

El sistema reproductor femenino de los mamíferos 788
La formación de los ovocitos 788

Material protegido por derechos de autor

El trayecto del oocito 788
El orgasmo en la mujer 790
Regulación hormonal en las hembras: el ciclo menstrual 790
Recuadro 41-3 La historia de de Graaf 791
Recuadro 41-4 La ovulación en otros animales 793
Acontecimientos necesarios para la fecundación **795**
Cómo evitar un embarazo: los métodos anticonceptivos **794**
Cuando el embarazo no se produce naturalmente: subfertilidad **794**
Las técnicas de reproducción asistida 794
Ensayo 41-1 Algunas enfermedades de transmisión sexual 795
Ensayo 41-2 Clonación 800
En síntesis **801**
Cuestionario **803**

Capítulo 42 El desarrollo embrionario **804**
Se forma el cigoto: la fecundación 804
Se forma la blástula: la segmentación **805**
Establecimiento del plan corporal: la gastrulación **805**
Recuadro 42-1 La partenogénesis 807
Una novedad evolutiva: el huevo amniota **809**
La interacción de los tejidos **810**
Los sistemas de órganos: la organogénesis **813**
Etapas del desarrollo del embrión humano **813**
La vida antes de la implantación 813
Un "diálogo" entre dos organismos: la implantación 814
Saco vitelino, amnios, corion y alantoides: las membranas extraembrionarias 8
Un sitio de intercambio entre la madre y el embrión: la placenta 817
Crecimiento y transformación: el desarrollo fetal 818
Comienzo de independencia madre-hijo: el nacimiento 2 818
Recuadro 42-2 Sustancias teratógenas 19
Epílogo **820**
En síntesis **820**
Cuestionario **822**

Capítulo 43 El comportamiento animal **824**
Evolución del comportamiento **824**
Las bases biológicas del comportamiento **825**
La genética que subyace al comportamiento 825
Recuadro 43-1 Las preguntas acerca del comportamiento 828
Comportamientos fijos versus comportamientos flexibles **826**
Tipos de aprendizaje **827**
Aprendizaje por habituación 827 2
Aprendizaje por asociación 827
La impronta (troquelado) 828
El aprendizaje social 829
El uso de la información: comunicación **829**
Recuadro 43-2 Lo que hace la mona hace el mono 830
Ensayo 43-1 Mensajes en la luz de las luciérnagas 831
El valor adaptativo del comportamiento **831**
Sociedades animales: el comportamiento social **832**
Las sociedades de insectos 832
Las sociedades de vertebrados 833
La hipótesis de la selección por parentesco **836**
La cooperación entre individuos no emparentados: el altruismo recíproco **837**
La biología de la conducta humana **838**
En síntesis **838**
Cuestionario **840**



Sección 7 Biología de las plantas

Capítulo 44 Estructura y reproducción de las plantas **843**
Los ciclos de vida de las plantas **843**
Las estructuras reproductoras: la flor **843**
La estructura de la flor 845
Los gametos: el polen y el óvulo 846
La unión de los gametos: fecundación 847
La génesis de una nueva planta **848**
Hacia una nueva generación: semillas y frutos 848
Tejidos de las plantas: los meristemas 848
Recuadro 44-1 El control génico del meristema floral 850
El crecimiento de las plantas **850**
Estructuras que fijan y absorben: la raíz **850**
La epidermis de la raíz 851
La corteza de la raíz 851
La endodermis y el cilindro central 851
Crecimiento primario de la raíz 852
Patrones de crecimiento de la raíz 852
Sostén y transporte: el tallo **854**
Los tejidos vasculares: floema y xilema 856
El crecimiento primario del vástago 856

Material protegido por derechos de autor

La reproducción vegetativa: estolones y rizomas 858
Aumento del diámetro: el crecimiento secundario 859
Estructuras fotosintéticas: las hojas 860
Ensayo 44-1 El registro de los anillos 862
Estructura de la hoja 863
Adaptaciones y modificaciones de las hojas 863
En síntesis 866
Cuestionario 868

Capítulo 45 El transporte en las plantas 869
Movimiento de agua y minerales 869
La absorción de agua 869
La pérdida de agua por transpiración 870
Ensayo 45-1 Salinidad: un desafío para el futuro 871
La teoría de la cohesión–tensión 871
El movimiento de los estomas 873
Nutrición de las plantas 875
La composición del suelo y la disponibilidad de nutrientes 875
La absorción de elementos esenciales 876
Ensayo 45-2 Isótopos radiactivos en la investigación vegetal 879
El movimiento de los azúcares: translocación 881
La hipótesis de flujo por presión 881
En síntesis 882
Cuestionario 884

Capítulo 46 El crecimiento y desarrollo en las plantas 885
Mensajeros internos: las hormonas vegetales 885
Las auxinas 886
Ensayo 46-1 Plantas en tubos de ensayo 887
Las citocininas 890
Una hormona gaseosa: el etileno 892
El ácido abscísico en el proceso de desprendimiento de las hojas 893
Las giberelinas 893
La influencia del ambiente en el desarrollo de las plantas 895
La luz, una fuente de información para las plantas 895
Fotoperiodicidad 895
Ritmos circadianos 898
Recuadro 46-1 El reloj circadiano de las plantas 899
Crecimiento y movimientos de las plantas 899
Crecimiento dirigido por estímulos externos: los tropismos 899
Respuestas táctiles de las plantas 900
Comunicación entre las plantas: mensajes químicos 902
Ensayo 46-2 Sistemas de defensa de las plantas 903
En síntesis 905
Cuestionario 906



Capítulo 47 Estructura y dinámica de las poblaciones 907
Propiedades de las poblaciones 907
Patrones de crecimiento de la población 908
Recuadro 47-1 Organismos y poblaciones. ¿Dónde están? ¿Cómo se delimita un organismo? 909
Patrones de mortalidad 910
Ensayo 47-1 La explosión de la población humana 911
Estructura de edades 912
Densidad y disposición espacial 913
Estrategias de vida 915
Estrategias r y K 915
Reproducción temprana o tardía 915
La población y su entorno 915
El concepto de nicho ecológico 916
El efecto de la capacidad de carga 918
Competencia entre individuos 918
Dispersión y migración 917
Recuadro 47-2 Metapoblaciones 918
Interacciones entre poblaciones 918
Competencia por recursos escasos entre especies 918
Depredación: interacciones depredador-presa 919
Ensayo 47-2 Depredación y parasitismo: armas naturales para el control biológico de insectos 923
Beneficio recíproco: mutualismo 924
Comensalismo 924
En síntesis 925
Cuestionario 927

Capítulo 48 Interacciones en las Comunidades 928
Estructura y límites de las comunidades 928
Composición específica 929
Riqueza y diversidad 929
Estructura vertical 930
Los límites de la comunidad y los gradientes ambientales 930
Efectos de la interacción entre poblaciones en la comunidad 931
El principio de la exclusión competitiva 931

Material protegido por derechos de autor

Ensayo 48-1 Dinámica de parches. ¿Competencia y depredación conducen siempre a un mismo resultado? 935
Depredación y diversidad de especies 936
La comunidad en el tiempo 936
¿El equilibrio es el estado natural de las comunidades? 936
Los disturbios y las catástrofes 936
Cambios en la composición de la comunidad: sucesión ecológica 938
Acerca del equilibrio y los modelos de sucesión: estado actual del problema 939
El modelo biogeográfico de islas 939
Recuadro 48-1 Reemplazos de especies 940
Ensayo 48-2 La conservación y el modelo de la biogeografía de islas 941
En síntesis 942
Cuestionario 943

Capítulo 49 Ecosistemas 944
Los complejos sistemas ecológicos 944
La energía y su flujo en los ecosistemas 945
La energía solar y la atmósfera 946
Ensayo 49-1 La capa de ozono amenazada 947
La fijación de la energía y los niveles tróficos 948
Ensayo 49-2 Vida sin sol 951
Recuadro 49-1 Retención de minerales 953
Eficiencia ecológica 954
Eficiencia de la transferencia energética 954
Los movimientos de sustancias inorgánicas: los ciclos biogeoquímicos 955
El ciclo del agua 956
Recuadro 49-2 Ecosistemas subsidiados 957
Ciclos gaseosos y ciclos sedimentarios 957
Ensayo 49-3 El ciclo del carbono y el efecto invernadero 958
La concentración de elementos 959
Ensayo 49-4 Ecología y agricultura: estrategias alternativas para el manejo de agroecosistemas 961
La hipótesis Gaia 961
En síntesis 962
Cuestionario 964

Capítulo 50 La biosfera 965
La vida en tierra firme 965
El concepto de bioma 966
Recuadro 50-1 Algo más que un coleccionista 968
Recuadro 50-2 Estratos del bosque 969
Recuadro 50-3 Estratos de la selva 974
La vida en las aguas 979
Ambientes de aguas continentales 978
Los ambientes marinos 981
Recuadro 50-4 Corrientes oceánicas 983
Los humedales 985
La biogeografía histórica 984
Migración de los continentes: la deriva continental 985
Cambios climáticos 985
Recuadro 50-5 Dos modelos alternativos: dispersión versus vicarianza 986
Los procesos tectónicos 986
Procesos y eventos a gran escala 987
La acción humana sobre los ecosistemas 987
En síntesis 988
Cuestionario 990

Capítulo 51 Intervenciones humanas y cambios globales 991
Relaciones naturaleza-sociedad: el medio ambiente 992
Ensayo 51-1 La fragilidad de los ecosistemas polares 993
Ensayo 51-2 El problema del agua 994
Ensayo 51-3 La globalización de la biota 996
Ensayo 51-4 Lluvia ácida y el deterioro de los bosques 997
Recursos y funciones naturales 998
Recuadro 51-1 ¿Uso racional o uso sustentable? 999
Formas de intervención 999
Extracciones de recursos renovables y no renovables 999
Recuadro 51-2 Los saberes y sus usos 1000
Introducción de especies exóticas 1000
Reemplazos de ecosistemas naturales 1001
Uso de las funciones naturales 1001
Consecuencias de las intervenciones 1001
La extinción de especies 1001
Ensayo 51-5 Ecosistemas agrícolas y un mundo hambriento 1002
Desastres naturales 1003
Ensayo 51-6 El impacto de las actividades humanas en la pérdida de biodiversidad: el caso de los caracoles Aylacostoma en Yacyretá 1004
Recuadro 51-3 Bosques sin pájaros 1005
Contaminación de los ecosistemas 1005
Ensayo 51-7 Las lecciones de Chernobyl 1006
En síntesis 1007
Cuestionario 1009

Apéndice 1
Átomos y moléculas A-1

Material protegido por derechos de autor

Apéndice 2
La química de los seres vivos A-5
Los hidratos de carbono A-6
Los lípidos A-7
Las proteínas A-8
Los nucleótidos A-9

Apéndice 3
Medidas utilizadas en microscopia A-11

Apéndice 4
Diccionario de raíces griegas y latinas A-13

Lecturas complementarias L-1

Glosario G-1

Procedencias de las ilustraciones P-1

Índice analítico I-1

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO

Material protegido por derechos de autor


UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
OMNIUM
SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO



Introducción: el estudio de la biología en la actualidad

¿Por qué las aves insectívoras de las zonas templadas migran en otoño a regiones subtropicales o tropicales? ¿Por qué los monos araña sólo habitan en el Nuevo Mundo? ¿Por qué algunas plantas pueden vivir en el desierto y otras no?

Si analizamos en detalle los diferentes aspectos involucrados en estos interrogantes, podremos reconocer la diversidad de factores que intervienen en los fenómenos que atañen al mundo vivo: grupos de organismos, clima, regiones, estaciones, etc.

Cuando un biólogo trata de responder interrogantes como los iniciales, suele recurrir a una pluralidad de hipótesis con el fin de aproximarse a una explicación. Ello se debe a que, en general, es muy poco frecuente identificar un único tipo de causa que sea claramente responsable del fenómeno biológico estudiado. Incluso en muchos casos, no es posible determinar *con certeza* qué tipo de causas o combinación de factores causales están involucradas en el fenómeno en cuestión.

Ello se vincula con el hecho de que el objeto de estudio de la biología es diverso y complejo, lo cual no significa "inabordable" o "incomprensible". La complejidad mencionada requiere reconocer y caracterizar los diferentes procesos y patrones biológicos que operan en distintas escalas de espacio y de tiempo. Este reconocimiento permite acercarse al mundo biológico desde una multiplicidad de miradas.

Al mismo tiempo, la actual problemática de la biología plantea la necesidad de una reflexión crítica acerca de la naturaleza de la ciencia. Con el objeto de comprender los procesos de construcción del conocimiento científico y los contextos sociales y culturales en que los diferentes modelos se han producido, se hace necesario referirse continuamente tanto a los aspectos históricos, a la relación ciencia-sociedad, así como a los procedimientos y a los valores involucrados, enfatizando los temas controversiales, señalando las preguntas abiertas y rescatando el pensamiento divergente.

Iniciaremos esta Introducción con una caracterización del estado de la disciplina. Ello supone definir sus principales alcances y limitaciones, identificar las preguntas abiertas y reconocer los principales desafíos planteados en el campo de la biología contemporánea (fig. I-1).

El Nautilus presenta un caparazón tabicado internamente lo que le facilita la flotabilidad y los desplazamientos en el agua. Es el único sobreviviente de un grupo de cefalópodos muy extendido en el pasado.

Multiplicidad de enfoques

Para tratar de comprender acabadamente los procesos biológicos es de gran utilidad trabajar en forma simultánea con distintos tipos de explicaciones. Para cada fenómeno biológico que se desea interpretar, existen diversas descripciones legítimas posibles; todo de-



Fig. I-1. EL OBJETO DE ESTUDIO DE LA BIOLOGÍA SE CARACTERIZA POR SU DIVERSIDAD Y COMPLEJIDAD.

pende de los fines de la interpretación y del marco en que se realice la pregunta inicial. Como vimos, en los sistemas vivos, las causas de un fenómeno determinado en general son múltiples y se pueden analizar en distintos niveles, partiendo de diferentes marcos de interpretación. A su vez, cualquier fenómeno biológico posee una gran riqueza de interconexiones con otros fenómenos de la misma naturaleza o incluso de una naturaleza aparentemente diferente.

Las unidades de estudio

El mundo material constituye una unidad pero nos acercamos a él desde una diversidad de concepciones y de enfoques epistemológicos (fig. I-2).

Una selva tropical se puede estudiar de diferentes maneras. El estudio puede enfocarse en el análisis de las relaciones de las plantas con el tipo específico de suelo, en la caracterización de los recursos que pueden utilizarse en forma sustentable, en el tipo de insectos que en ella habitan, en la estructura o en la dinámica del ecosistema en su totalidad.

En los sistemas biológicos, como en otros sistemas complejos, debido a la multiplicidad de conexiones, la delimitación de las unidades de estudio sólo se puede hacer una vez definido apropiadamente el "todo".

Aun conociendo el todo, en ciertos casos es posible separar las partes y otras veces, no. Se podría decir que no existen reglas universales para segmentar el objeto de estudio del mundo vivo, sino que éstas deben definirse de acuerdo con el contexto y el tipo de problema que se desea indagar.

Las narraciones históricas

Cuando un biólogo trata de responder una pregunta acerca de un fenómeno particular, por ejemplo, "*¿Por qué los monos araña sólo habitan en el Nuevo Mundo?*", no se basa en leyes universales. El investigador en biología necesita estudiar todos los datos conocidos relacionados con el tema en cuestión (por ejemplo, puede incorporar en su análisis datos referidos a la biología de la especie, hipótesis de parentesco provenientes de los árboles filogenéticos, información acerca de la distribución geográfica presente y pasada de los monos, correlaciones de estos datos con los eventos de deriva continental o con cambios en las condiciones ambientales, etc.). A partir de hipótesis generales sobre las vinculaciones entre los posibles factores involucrados, el análisis de la información puede permitir la inferencia de una diversidad de relaciones. Cuanto más complejo es el sistema en estudio, más interacciones comprende. Estas interacciones no se pueden identificar por simple observación, sino que, en la mayor parte de los casos, sólo se pueden inferir en forma deductiva, es decir, mediante el análisis de los casos particulares a partir de ciertas hipótesis generales.

Luego, el biólogo intenta elaborar un *argumento* que explique el fenómeno. En síntesis, elabora una *narración histórica*. El biólogo Ernst Mayr (1904-2005) sostenía que el enfoque histórico-narrativo es el más adecuado, científica y filosóficamente, para referirse a fenómenos



Fig. I-2. LA SELVA TROPICAL. *Éste es un ejemplo de objeto de estudio que puede considerarse como un "todo". Sin embargo, varios componentes de la selva pueden constituir en sí un todo por estudiar, como la comunidad de plantas o –en otro nivel– las enredaderas, las lianas o los árboles.*

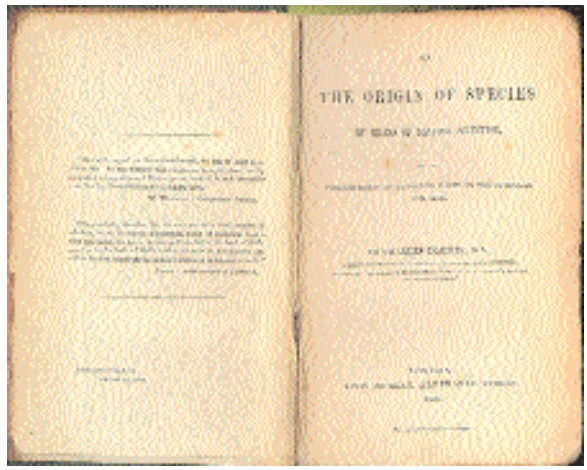


Fig. I-3. EL ORIGEN DE LAS ESPECIES. *El 24 de noviembre de 1859 se publicó la primera edición de* El Origen de las Especies *y se agotó ese mismo día. En este libro, Darwin, a través de su larga argumentación como él mismo la llamó, expone la teoría de la descendencia con modificación por medio de la selección natural, que hoy conocemos como Teoría de la Evolución, valiéndose de narraciones históricas.*

únicos, como es el caso de gran parte de los procesos y sistemas en biología.

Generalmente, la naturaleza de las inferencias deductivas depende de la formación, del marco teórico y de la experiencia previos del científico; por lo tanto, en la explicación de un mismo fenómeno pueden competir varias narraciones alternativas que, en algunos casos, dan lugar a controversias. La mayoría de las veces no se puede afirmar taxativamente cuál es la explicación más adecuada ya que toda narración es susceptible de refutación y no es posible demostrar en forma categórica que una narración histórica sea verdadera (fig. I-3).

Un hilo conductor

Se ha estimado que en la biosfera actual conviven más de diez millones de especies. Además de esta vasta diversidad, el mundo biológico comprende diferentes niveles de organización (véase cap. 1, Las características de los seres vivos): células, tejidos, órganos, poblaciones, especies, ecosistemas. Sabemos también que en los niveles de organización de mayor complejidad emergen nuevas propiedades que no están presentes en los niveles inferiores.

Hemos visto que debido a ello, para aproximarnos al conocimiento del mundo vivo, es necesario recurrir a distintos enfoques y modelos. En esta multiplicidad de abordajes fragmentados podemos encontrar, sin embargo, un hilo conductor: *la historia de la vida.* Todas las formas de vida comparten características básicas que ponen de manifiesto la existencia de un ancestro común. El eje temporal es el hilo conductor en la comprensión del mundo biológico.

Para abordar el estudio del mundo biológico debemos tener en cuenta que todo ser vivo es producto de una larga historia, de más de 3.800 millones de años. Toda estructura o función de un organismo sólo se puede comprender si se consideran los procesos que experimentó a lo largo del tiempo el linaje al que pertenece. Por ello, el objetivo principal de este libro es presentar y analizar las causas históricas de las características propias de los organismos. Partiendo de la extraordinaria diversidad de seres vivos y reconstruyendo las vías por las que se formaron, se pueden estudiar los procesos que operaron y operan sobre ellos.

Cuando vemos una flor delicada y de colores brillantes, de inmediato tendemos a suponer que cada característica de esa flor surgió con un propósito, "para" un fin determinado. Sin embargo, existen muchas variedades de flores que no son tan delicadas ni tienen colores tan brillantes, que a nuestros ojos parecen "imperfectas". Comprender los procesos que ocurren y ocurrieron durante millones de años y los mecanismos de adaptación es uno de los principales objetivos de este libro.

Al explorar la historia de la vida en la Tierra, el enfoque evolutivo constituye el marco fundamental de interpretación de fenómenos muy diversos.

En ese sentido, la mayoría de los biólogos contemporáneos coinciden con el genetista Theodosius Dobzhansky (1900-1975) en la idea de que "nada tiene sentido en biología si no es a la luz de la evolución". El enfoque evolutivo constituye en la actualidad el marco teórico de referencia para la producción de conocimientos de las más diversas especialidades de la biología. Así, la teoría evolutiva constituye el marco integrador y organizador de la biología contemporánea.

Ciencia-sociedad

En otras épocas, las ciencias, como las artes, se practicaban principalmente por el placer y la excitación que brindan, porque satisfacían la curiosidad. En este siglo, aunque persiste la curiosidad, la actividad científica está sujeta a normas más rígidas que se han ido construyendo a

medida que las sociedades científicas se constituyeron en instituciones modernas que regulan y evalúan la investigación. Al mismo tiempo, la dimensión actual del impacto económico, social y ambiental del conocimiento científico-tecnológico hace indispensable la reflexión sobre los rumbos y los objetivos de un saber científico que, lejos de ser neutral, involucra valores e intereses que se deben explicitar y analizar críticamente. La ciencia ha engendrado una miríada de resultados tecnológicos cuyo impacto es gigantesco: la bomba de hidrógeno, la vacuna contra la polio, los pesticidas, los plásticos indestructibles, las plantas de energía nuclear, los organismos modificados genéticamente. La ciencia como generadora de estos mismos resultados aparece inmensamente poderosa. Pero lejos de encandilarnos con sus potencialidades, es necesario comprender que en la actualidad estamos inmersos en diversas encrucijadas relacionadas con las aplicaciones de la ciencia y la tecnología, en cuya resolución debe participar el conjunto de la sociedad. Por ello es indispensable que la formación científica favorezca la participación consciente de todos los sectores involucrados en la toma de decisiones en este campo, considerando los contextos de producción y aplicación del conocimiento científico, las controversias y los actores involucrados. En este texto trataremos algunos de los problemas que se manifiestan en la actualidad.

En la elaboración de este texto, nuestra mayor preocupación ha sido proveer al lector del conocimiento necesario para comprender la información biológica que desde los laboratorios de investigación llega al público a través de textos de divulgación y de los medios de comunicación, en los que su presencia es creciente. Con esta herramienta, esperamos que pueda formular sus propios juicios de valor acerca de los problemas con los que nos enfrentamos y con los que nos enfrentaremos en el porvenir.

La naturaleza de la ciencia

Las ciencias biológicas, como las ciencias en general, son una manera de interpretar el mundo que nos rodea. Los científicos obtienen datos para responder una pregunta, para apoyar o rechazar una idea. Las preguntas y las ideas son el disparador de toda actividad científica.

Los datos biológicos se pueden generar por la observación sistemática, incluso con experimentos deliberados y planeados, de los cuales veremos muchos ejemplos a lo largo de este texto. También se pueden interpretar retrospectivamente, como cuando se reconsidera la determinación de un organismo y su asignación a cierto grupo taxonómico.

Las grandes contribuciones de la ciencia no son simplemente la adición de datos nuevos, sino la percepción de nuevas relaciones entre datos ya existentes; en otras palabras, implican el desarrollo de nuevas ideas. Las ideas de la ciencia se organizan en distintas categorías que, en orden creciente en cuanto a su alcance, se denominan *hipótesis*, teorías y principios o leyes.

En un comienzo se hallan el pálpito o la conjetura informada, que es la manera en que nace la mayoría de las hipótesis. Una aproximación intuitiva se transforma en una hipótesis –y por lo tanto, en una idea que se puede investigar científicamente– sólo cuando se expresa de modo tal que sea susceptible de ser puesta a prueba, aun cuando la prueba no pueda hacerse de inmediato. La puesta a prueba de una hipótesis a menudo puede hacerse rápido pero, en algunos casos, sufre una larga demora. Por ejemplo, algunas hipótesis corrientes sobre las interacciones que determinan la estructura de las selvas tropicales no se pueden evaluar hasta que los biólogos que trabajan en el tema hayan reunido una gran cantidad de datos. Asimismo, hubo varias hipótesis respecto de la organización de la célula que no pudieron ponerse a prueba hasta que se fabricó el microscopio electrónico; los organismos más sencillos también se pudieron estudiar con más detalle sólo cuando se contó con instrumentos de observación de mayor precisión (fig. I-4).

En algunos casos, una hipótesis puede someterse a prueba mediante ensayos experimentales sencillos. Por ejemplo, si se postula que una especie de planta es enana porque crece en una región de condiciones climáticas que le son desfavorables, y que no le permiten desarrollarse en todo su potencial, esta hipótesis se puede evaluar haciendo crecer la planta en distintas condiciones de humedad, temperatura, acceso a nutrientes, entre otros factores. Este tipo de prueba con frecuencia implica el diseño de un experimento controlado, en el cual dos grupos de organismos se exponen a condiciones idénticas en todos los aspectos posibles, excepto aquel que se está estudiando. A menudo, sin embargo, las pruebas más importantes de una hipótesis son indirectas.

Aunque una prueba clave obtenida en un experimento o mediante una observación puede demostrar que una hipótesis es falsa e indicar que debe ser modificada, ningún dato puede confirmar en forma definitiva que una hipótesis es verdadera, simplemente porque nunca podemos estar seguros de que hemos examinado toda la evidencia relevante.

Sin embargo, repetidas pruebas exitosas de una hipótesis constituyen una evidencia poderosa en su favor.

Cuando un científico ha reunido datos suficientes para validar una hipótesis, comunica los resultados a otros científicos; esta comunicación por lo general se realiza en un congreso científico o en una publicación científica especializada, como una revista o un libro. Si los datos son suficientemente interesantes o la hipótesis es suficientemente importante, otros investigadores repetirán las observaciones o los experimentos en el intento de confirmarla, negarla o ampliarla.

Cuando una hipótesis amplia y de importancia fundamental ha sobrevivido a un número de pruebas independientes, con un número suficiente de datos, recibe el nombre de *teoría*. Así, en ciencia, una teoría tiene un significado un poco diferente del que tiene en su uso común, en el cual la expresión “sólo una teoría” lleva consigo la implicación de un vuelo de la imaginación, un presentimiento o una noción abstracta y especulativa, antes que el de una proposición cuidadosamente formulada y que se ha sometido a diversas pruebas experimentales confiables. Una teoría que ha resistido repetidas pruebas se eleva al estatus de ley o principio, aunque no siempre se identifique como tal.

Dado que los temas de estudio de la biología son enormemente diversos, los biólogos utilizan una amplia variedad de enfoques en sus investigaciones (fig. I-5). La observación cuidadosa y sistemática sigue siendo una piedra angular. Actualmente se lleva a cabo con un imponente conjunto de innovaciones tecnológicas que comenzaron con el microscopio. Los procedimientos experimentales de la química son esenciales para estudiar los procesos fisiológicos que ocurren dentro de los organismos y de sus células constituyentes. El estudio de poblaciones de organismos y de sus interacciones depende del mismo tipo de matemática estadística usado por los economistas y se intensifica con

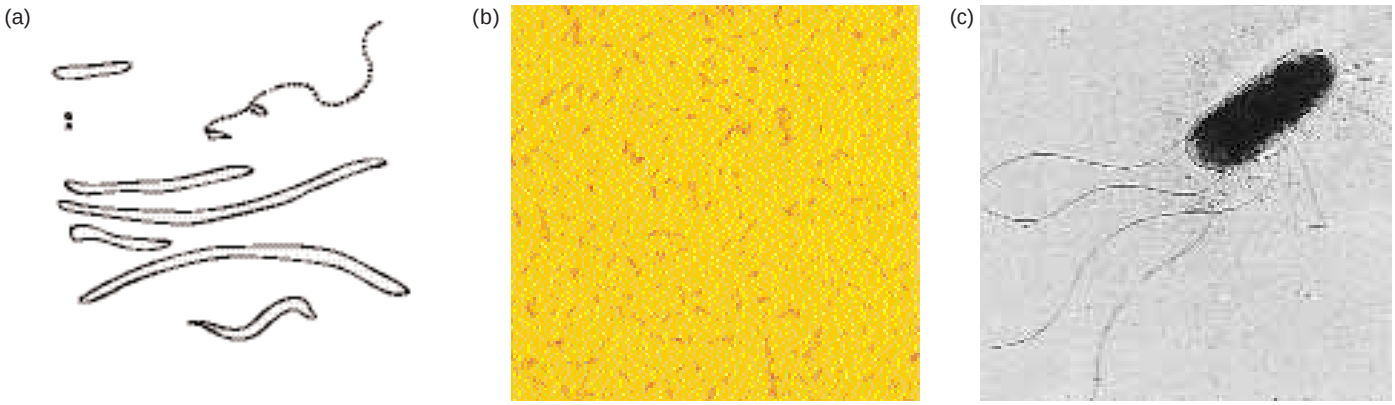


Fig. I-4. OBSERVACIÓN DE BACTERIAS. (a) *Estas bacterias bucales fueron observadas con un microscopio como el que construyó el fabricante de lentes holandés Antonie van Leeuwenhoek en 1677.* ***(b)*** *Células de* E. coli, *fotografiadas con un microscopio óptico. Se han teñido con un colorante que se adhiere a su superficie y facilita su observación. Aunque estas células, aumentadas 450 veces, son diminutas, su estructura es muy compleja y presentan todas las propiedades que caracterizan a un sistema vivo.* ***(c)*** *Una célula de* E. coli, *aumentada 11.280 veces con un microscopio electrónico.*

el perfeccionamiento de las computadoras, que pueden analizar con rapidez grandes cantidades de datos. Determinar el derrotero de la evolución en el pasado depende no sólo del trabajo de los paleontólogos de campo y de laboratorio, sino también de las herramientas intelectuales del historiador y del detective de homicidios.

Como veremos en este texto, no hay un "método científico" único en biología; en cambio, hay una multiplicidad de métodos y las metodologías que deben usarse en cada caso están relacionadas con la pregunta que se intenta contestar.

La biología: en busca del origen de la disciplina

La palabra "biología" –del griego *bios*, vida y *logos*, estudio– fue acuñada hace poco más de doscientos años. Se la atribuye al naturalista alemán Gottfried R. Treviranus (1776-1837) y también al naturalista francés del siglo XIX, Jean Baptiste de Monet, Chevalier de Lamarck (1744-1829). Sin embargo, algunos historiadores de la ciencia piensan que Lamarck tomó el nombre biología de Treviranus y muchos de ellos continúan buscando rastros aún más antiguos de este término.

Antes del siglo XIX no existían las "ciencias biológicas" tal como las conocemos hoy. Existían la medicina y la historia natural. La anatomía fue hasta el siglo XVIII una rama de la medicina y la botánica la practicaban principalmente los médicos que buscaban nuevas hierbas medicinales y los mejoradores de vegetales que buscaban aumentar la calidad y el rendimiento de los cultivos. La historia natural de los animales se estudiaba en el contexto de la teología natural, tratando de encontrar las causas finales en la armonía de la naturaleza, según los principios del filósofo griego Aristóteles (384-322 a. C.). Durante los siglos XVII y XVIII, la historia natural comenzó a diferenciarse claramente en zoología y botánica. A partir de entonces se abrieron numerosas ramas de estudio que se diversificaron y complejizaron a medida que se incrementaban los estudios sobre los seres vivos.

La palabra biología definió, entonces, con más claridad la ciencia de la vida y con ello se unificó un campo de conocimiento muy vasto.



Fig. I-5. PANTANO DE PERÚ. *Dos biólogos reuniendo datos acerca de la estructura de la población de una selva tropical. Uno de ellos está lanzando un cordel hacia la copa de los árboles como un primer paso para recolectar insectos. Muchos de los especímenes que encontraron son completamente nuevos para la ciencia.*

Esto posibilitó la formulación de nuevas generalizaciones sobre el fenómeno de la vida.

La historia de la biología: una red intrincada de preguntas y respuestas

La historia de la biología está atravesada por problemáticas que, de diferentes modos según sus contextos culturales, se fueron estableciendo

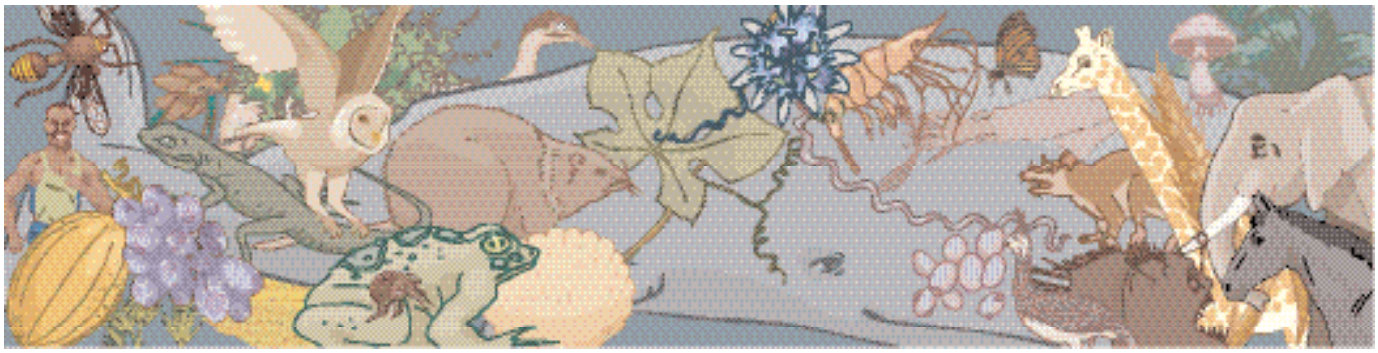


Fig. I-6. LA DIVERSIDAD DE LOS SERES VIVOS NO DEJA DE ASOMBRARNOS.

do desde la antigüedad hasta nuestros días. A pesar de nuestro afán de asignarles posiciones en el tiempo, algunas de estas problemáticas no tienen un principio ni un fin claros, sino que se extienden a lo largo de la historia, superponiéndose e influyéndose unas a otras. Existen además momentos de estancamiento, retrocesos, controversias, conocimientos excluidos y obstáculos que persistieron a lo largo de siglos. Por esta razón, la historia de la biología, como la de otras ciencias, no es un proceso lineal que se pueda representar fácilmente en una única línea de tiempo. Y por esta misma razón, un ordenamiento "lógico" de los conceptos biológicos fundamentales no siempre se correlaciona con el ordenamiento cronológico de los procesos históricos que les dieron origen.

Este libro está dividido en secciones, cada una de las cuales articula conceptos que pertenecen a grandes ramas de la biología. Hemos privilegiado un ordenamiento que permita construir los diferentes marcos conceptuales necesarios para la interpretación de distintos procesos y niveles de organización biológicos de manera paulatina, en la medida en que ciertos temas sientan la base para otros.

A su vez, la dimensión histórica será integrada toda vez que su presencia favorezca la comprensión y el análisis crítico de los modelos y los conceptos expuestos, teniendo como referentes algunos ejes centrales que consideramos particularmente significativos. La siguiente reseña histórica pone de manifiesto cómo los diferentes nudos problemáticos que surgieron a lo largo de la historia de esta ciencia serán ordenados a lo largo de las secciones del libro.

La diversidad y la clasificación

Entre las preguntas más antiguas acerca del mundo natural tal vez se encuentren aquellas relacionadas con la *diversidad* de los seres vivos. Nunca sabremos con exactitud en qué momento el primer homínido fue consciente de la enorme variedad de peces, pájaros, insectos y plantas que lo rodeaban. Sin embargo, sabemos que diversas culturas a lo largo de los siglos centraron su atención en el análisis, la descripción, la comparación y la clasificación de los organismos (fig. I-6).

Los primeros naturalistas limitaban sus estudios a la flora y la fauna de la región que habitaban. Sin embargo, no les era ajeno, por los relatos que traían los primeros viajeros de entonces, que otras regiones del mundo estaban pobladas por seres vivos muy diversos. Este conocimiento era, sin embargo, limitado y no llegaba a proporcionar una idea de la gran amplitud de la distribución geográfica de los seres vivos.

A partir de los grandes viajes como el de Marco Polo (1254-1323) a Asia, los de los portugueses en el siglo XV por las costas de África y los de Cristóbal Colón (1451-1506) a América, entre otros, la conciencia entre los naturalistas de la diversidad de organismos que habitaban la Tierra se acrecentó (fig. I-7). Estas exploraciones se produjeron en un marco de expansión colonial de las potencias europeas, en el que el conocimiento de la geografía y los recursos naturales de nuevos territorios constituían una clave para consolidar su calidad de imperios. Expediciones más metódicas, orientadas a abrir rutas marítimas y ejercer una hegemonía comercial y militar, comenzaron a incluir naturalistas. Si bien las primeras colecciones estaban concentradas en especímenes exóticos, poco a poco comenzaron a elaborarse instrucciones precisas sobre qué objetos



Fig. I-7. LA BELLEZA DE LA DIVERSIDAD. *Este cuadro muestra la visión del artista del Renacimiento Jacopo Zucchi (1540-1596) sobre el exotismo y las riquezas de nuevas tierras.*

(a)



(b)



Fig. I-8. LOS VIAJES TENÍAN DIVERSOS OBJETIVOS. (a) *Una historieta francesa describe las peripecias del viaje del navegante francés Louis Antoine de Bougainville (1729-1811) al Río de la Plata. Su misión, en 1776, era devolver las Islas Malvinas al gobierno español a quien pertenecían por el tratado de Tordesillas establecido en 1494. En su viaje anterior, en 1763, Bougainville había instalado allí una colonia francesa. El nombre de Malvinas proviene del francés Malouines, de Saint Malo, puerto de donde salían los navegantes. "¡Señores! Es en nombre del Rey que les anuncio el lanzamiento antes del fin de este año de una gran expedición alrededor del mundo bajo el alto comando del señor Bougainville". "Esta expedición tendrá varios objetivos, entre los cuales uno de los principales será restituir las Islas Malvinas a la corona de España." **(b)** Bougainville llevó en su viaje alrededor del mundo al botánico Philibert Commerson (1727-1773), quien, entre otros especímenes, describió en Río de Janeiro la planta a la que dio el nombre de bougainvillea* (Bougainvillea glabra), *también conocida comúnmente como Santa Rita.*

y seres vivos se debían observar, describir y recoger. Estas instrucciones eran oficiales y surgían de los intereses que definían el objetivo del viaje (fig. I-8). De esta manera, la primera tarea para los naturalistas fue la de hacer un inventario de la naturaleza.

Las instrucciones escritas fueron reglamentando entonces la forma de coleccionar. Las colecciones resultantes, tanto las públicas como las privadas, dieron lugar a los gabinetes de historia natural alrededor de los cuales crecieron los museos y los herbarios de toda Europa (fig. I-9).

Dentro de Europa, algunos viajeros también realizaron aportes especialmente importantes para el conocimiento de los seres vivos. En su expedición a Laponia, Carl von Linneo (1707–1778) escribió un diario de viaje en el que plasmó una enorme cantidad de observaciones con gran precisión. En 1753, Linneo publicó *Species Plantarum*, donde describió en dos volúmenes enciclopédicos cada especie de planta conocida en esa época. Mientras Linneo trabajaba en este proyecto, otros exploradores regresaban a Europa desde África y el Nuevo Mundo con plantas no descritas previamente y con animales desconocidos y aun, aparentemente, con nuevos tipos de seres humanos. Si bien no fue el primero en clasificar a los organismos, Linneo introdujo un sistema de *clasificación jerárquica* y un sistema de nomenclatura que es el que se utiliza en la actualidad.

Linneo reescribió repetidas veces su *Species Plantarum* para dar cabida a estos incontables hallazgos, pero la enorme diversidad descubierta no cambió su opinión de que todas las especies existentes hasta ese momento habían sido creadas en el sexto día del trabajo de Dios y habían permanecido fijas desde entonces. No obstante, estos aportes demostraron que el "patrón de la creación" era mucho más complejo que el que se había pensado originalmente.

Desarrollaremos estos conceptos en la Sección 5: Diversidad de la vida

Los rastros de la vida: los fósiles

A lo largo de la historia se registraron numerosos testimonios del hallazgo de fósiles. Al arar la tierra, explorar acantilados y excavar la roca en busca de minerales se fueron descubriendo restos mineralizados de diversos organismos. Sin embargo, durante 10.000 años estos hallazgos no fueron interpretados correctamente y el origen de los fósiles permaneció como un misterio. Las curiosas y bellas formas de algunos fósiles inspiraron fantasías, mitos populares, creencias, leyendas y costumbres que se incorporaron a las culturas de diferentes pueblos del planeta (fig. I-10).

George Cuvier (1769-1832), el "padre de la paleontología", hizo los mayores aportes para la reconstrucción de los organismos fósiles de vertebrados. Este naturalista francés propuso que las diferentes partes de un organismo están correlacionadas. Estableció que, por ejemplo, los mamíferos con cuernos y pezuñas son todos herbívoros y que a este tipo de alimentación le corresponde un tipo de dientes fuertes y aplanados. Esta forma de interpretar los fósiles posibilitaba la reconstrucción de un animal completo a partir de evidencias fragmentarias y permitía proponer las características externas, los hábitos y el ambiente en el que había vivido el animal fósil estudiado.



Fig. I-9. LOS GABINETES DE CURIOSIDADES. *Minerales y fósiles, hierbas, conchas marinas, animales embalsamados, esqueletos y otras piezas de anatomía eran curiosidades que se exponían en los gabinetes que solían abrirse a un público selecto.*

(a)



(b)



(c)



Fig. I-10. DISTINTOS TIPOS DE FÓSILES. *Un fósil es un resto o una impronta de un organismo que murió hace muchos años.* ***(a)*** *Una hoja de cícada, del período Jurásico, hace alrededor de 144 a 213 millones de años. Pudo haberse producido por una precipitación de minerales que rellenó los espacios huecos de sus tejidos blandos en descomposición. Una gran variedad de cícadas fueron contemporáneas de los dinosaurios; en la actualidad sobreviven unas cien especies.* ***(b)*** *Un mosquito primitivo atrapado dentro del ámbar formado por la resina de un árbol que vivió hace unos 25 a 40 millones de años. La sangre ingerida por el mosquito, procedente de la última comida, todavía se puede apreciar en su estómago.* ***(c)*** *Uno de los fósiles primitivos más comunes son los procedentes de esqueletos externos de trilobites, invertebrados marinos que aparecen en el registro fósil correspondiente al período Cámbrico (hace unos 505 a 590 millones de años). Este fósil, con sus antenas y patas muy bien conservadas, está impregnado de pirita. El grupo de los trilobites se expandió y se diversificó durante más de 300 millones de años, hasta que se extinguió definitivamente.*

A pesar de sus profundos conocimientos acerca de los seres vivos actuales y extintos, Cuvier consideraba que las especies habían sido creadas simultáneamente por un acto sobrenatural o divino y que, una vez creadas, se mantuvieron fijas o inmutables. Esta postura que se conoce como *fijismo* era predominante en el pensamiento de los naturalistas de la época.

Cuvier reconoció que muchos fósiles correspondían a formas de vida que ya no existían y propuso que estas especies habrían sido exterminadas en sucesivas catástrofes, la última de las cuales habría sido el Diluvio Universal. Aunque realizó contribuciones sumamente importantes –tanto estudios de anatomía comparada como la reconstrucción de fósiles–, Cuvier no pudo interpretar correctamente el significado de estos fósiles.

En contraste, Lamarck, quien como Cuvier trabajaba en el Museo de Historia Natural de París, realizó interpretaciones diferentes de los fósiles de invertebrados, oponiéndose al catastrofismo y al fijismo de Cuvier. Lamarck se dedicó exhaustivamente al estudio y la clasificación de los organismos invertebrados, tanto contemporáneos como fósiles. Indudablemente, fue su largo estudio de estas formas de vida, cuyo registro fósil es especialmente completo, lo que lo llevó a considerar la idea de una complejidad en continuo aumento y a cada especie como derivada de una más primitiva y menos compleja. A partir de las evi-

dencias, Lamarck propuso que las formas más complejas habían surgido de las formas más simples por un proceso de transformación progresiva.

Posteriormente, el geólogo inglés Charles Lyell (1797-1875), apoyándose en la comparación de fósiles de distintas eras, dio un vuelco en la concepción de la época. En su libro *Principios de geología,* publicado en 1830, Lyell expuso la *teoría uniformitarista* (ya esbozada en 1788 por el geólogo escocés James Hutton [1726-1797]) en la que sostenía que un efecto lento, constante y acumulativo de las fuerzas naturales había producido un cambio continuo en el curso de la historia de la Tierra. Las causas naturales que intervienen actualmente y de una manera observable en la determinación de los procesos geológicos son las mismas que siempre modelaron la superficie de la Tierra. Las ideas de Lyell inspiraron a Darwin en su interpretación del mundo biológico.

Dos viajes que cambiaron el rumbo del pensamiento

Entre los siglos XVIII y XIX, los trabajos de dos grandes viajeros marcaron los cambios que sentaron las bases de la biología moderna. Uno de ellos fue el geógrafo y físico alemán Alexander von Humboldt (1769-1859). A partir de sus viajes surge un nuevo modelo de ciencia natural, más centrado en las características del terreno de donde provenían los especímenes recolectados que en una mera descripción de esas especies. El objetivo era comparar y combinar los hechos observados. Humboldt analizó tanto la morfología de las plantas como la dinámica de las *interacciones* de sus elementos (véase cap. 50, recuadro 50-1).

Desarrollaremos estos conceptos en la Sección 8: Ecología.

Humboldt ejerció una influencia profunda en un joven inglés que había abandonado sus estudios de medicina para dedicarse ávidamente a los de historia natural. Charles Darwin (1809-1882) había leído con enorme interés los relatos del viaje de Humboldt a Tenerife (Islas Canarias) y había decidido que él también recorrería esas islas. Pero la propuesta de embarcarse a bordo del *Beagle* como naturalista no oficial cambió sus planes y el rumbo de la historia.

El viaje representó un hecho fundamental en la formación intelectual de Darwin (fig. I-11). Mientras el *Beagle* descendía a lo largo de la costa atlántica de Sudamérica, atravesaba el Estrecho de Magallanes y ascendía por la costa del Pacífico (fig. I-12), Darwin viajaba por el interior del continente y exploraba los Andes a pie y a caballo. Allí observó distintos estratos geológicos, descubrió conchas marinas fósiles a aproximadamente 3.700 metros de altura y fue testigo del cataclismo terrestre producido por un gran terremoto. Además, coleccionó ejemplares de numerosas plantas y animales desconocidos.

Darwin se impresionó fuertemente durante su largo y lento viaje, a lo largo de una y otra costa, por las diferencias que observó entre las distintas variedades de organismos. Las aves y otros animales de la costa oeste eran muy diferentes de los de la costa este, e incluso, a medida que él ascendía lentamente por la costa occidental, una especie iba siendo reemplazada por otra.

Aunque Darwin no fue el primero en proponer que los organismos evolucionan, o cambian, a lo largo del tiempo, fue el primero en acumular una cantidad importante de evidencia en apoyo de esta idea y en proponer un mecanismo válido por el cual podría ocurrir la evolución.



Fig. I-11. CHARLES DARWIN EN 1840, CUATRO AÑOS DESPUÉS DE REGRESAR DE SU VIAJE DE CINCO AÑOS EN EL H. M. S. BEAGLE.

Volveremos sobre estos conceptos en la Sección 4: Evolución.

Después de Darwin

La teoría de Darwin se constituyó, así, en el principio fundamental de la biología. En los siglos XIX y XX, otros principios –que en la actualidad consideramos que subyacen en la Teoría de la Evolución– permitieron que la biología se consolidara como ciencia:

- Entre 1838 y 1858 se estableció la idea de que todos los organismos vivos están compuestos por una o más células y que éstas pueden originarse exclusivamente a partir de células preexistentes. Este principio universalmente aceptado se conoce como *teoría celular*. A mediados del siglo XIX comenzaron a realizarse estudios bioquímicos y metabólicos siguiendo modelos experimentales cada vez más precisos y rigurosos (fig. I-13).

Desarrollaremos estos conceptos en la Sección 1: Unidad de la vida.

- En la segunda mitad del siglo XIX se comenzó a estudiar científicamente la herencia, es decir, la transmisión de las características de los progenitores a los descendientes. En la actualidad, estos temas investigados por la genética moderna se encuentran entre los problemas fundamentales de la biología contemporánea.

Desarrollaremos estos conceptos en la Sección 2: Genética: bases celulares y químicas de la herencia y en la Sección 3: Los genes en acción: estructura, expresión y control de la información genética.

Además, se fue avanzando en los estudios anatómicos y fisiológicos de plantas y animales. Poco a poco, los procesos del desarrollo se



***Fig. I-12. EL VIAJE DEL* BEAGLE.** *El barco dejó Inglaterra en diciembre de 1831 y luego de pasar por cabo Verde, llegó a Bahía, Brasil, a fines de febrero de 1832. Sus tripulantes, durante aproximadamente tres años y medio, recorrieron las costas de América del Sur y realizaron incursiones y exploraciones tierra adentro. En las Islas Galápagos, el* Beagle *se detuvo poco más de un mes y durante ese corto lapso Darwin hizo las valiosas observaciones que cambiarían el curso de la ciencia biológica. El viaje a través del Pacífico hasta Nueva Zelanda y Australia, a través del océano Índico hasta el Cabo de Buena Esperanza, el regreso a Bahía y, finalmente, la vuelta a Inglaterra, consumió otro año.*

fueron estudiando con más detalle y se fueron rompiendo viejas y erradas concepciones. La zoología y la botánica, primeras ramas fundamentales de la biología, se enriquecieron con el aporte de numerosos campos de estudio.

Desarrollaremos estos conceptos en la Sección 6: Biología de los animales y en la Sección 7: Biología de las plantas.

Muchas otras ramas se fueron interrelacionando; por ejemplo, la ecología utiliza conceptos de la fisiología y la genética a las que a su vez aporta sus propios conceptos.

La biología actual

Podemos considerarnos afortunados los que estudiamos biología hoy, ya que nuevas ideas y descubrimientos inesperados han abierto

Historia de la biología
Preguntas sobre la vida 1838-1839

(a)



(b)



(c)



Fig. I-13. CREADORES DE LA TEORÍA CELULAR. *Como veremos en el capítulo 1,* ***(a)*** *el zoólogo Friedrich T. Schwann,* ***(b)*** *el botánico Matthias Schleiden y* ***(c)*** *el patólogo Rudolf Virchow contribuyeron al desarrollo de la Teoría Celular, que comenzó a edificarse durante la primera mitad del siglo XIX. Ello fue posible, por un lado, por la construcción de microscopios con lentes acromáticas y, por otro, por la aplicación de este instrumento al estudio de los seres vivos.*

fronteras en excitantes áreas de la ciencia como biología celular, genética, inmunología, neurobiología, desarrollo, evolución, ecología, entre muchas otras.

Este libro recoge muchos de los estudios, aportes y discusiones realizados. Los temas se han organizado en secciones y las secciones en capítulos para hacer más práctico su estudio. Sin embargo, los temas están interconectados, como podremos comprobarlo a través de las numerosas citas cruzadas entre capítulos. Además, como surge de la breve reseña histórica que acabamos de presentar, el orden de las secciones no se corresponde con el orden histórico.

Como vimos, desde su nacimiento como ciencia independiente, la biología ha sufrido cambios radicales. Se ha diversificado y especializado de tal manera que, en ocasiones, los científicos de distintas áreas tienen dificultades para comunicar sus resultados a colegas de otras especialidades. Algunas áreas de investigación, como la neurobiología o la biología molecular, producen enormes volúmenes de trabajos. Esto es consecuencia del interés de los científicos por dar respuesta a interrogantes ancestrales, como la lógica que subyace al funcionamiento del cerebro o los detalles moleculares que impulsan la diferenciación de las células. También es consecuencia de las necesidades humanas de nuevos medicamentos y nuevos tratamientos para viejas y nuevas enfermedades y, no menos importante, de los intereses económicos de empresas que se benefician con la comercialización de productos biológicos.

Así como varias ramas de la biología se fueron afinando, especializando en sus intereses y alcances, otras disciplinas surgieron de la fusión de dos o más ramas. Tal es el caso de la paleoecología, que estudia las interacciones en los ecosistemas del pasado. A su vez, se comenzó a implementar enfoques más integradores, que analizan un problema determinado desde varias disciplinas, como es el caso del estudio de la obesidad tanto en sus aspectos biológicos como psicológicos.

La ciencia no es información contenida en los libros de texto o en las bibliotecas, o en los centros de obtención de datos; es un proceso dinámico que tiene lugar en las mentes de los científicos inmersos en una sociedad y en una época dada. Nuestro entusiasmo por narrar lo que los biólogos han aprendido hasta ahora acerca de los organismos vivos, su historia, sus propiedades y sus actividades no debe convencer al lector de que hay respuestas para todo. Muchas preguntas aún no tienen respuesta. Lo que es más importante, muchas buenas preguntas aún no se han formulado. Tal vez sea usted quien las formule.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO

Capítulo 1. Átomos y moléculas

La materia, incluso la que constituye los organismos más complejos, está constituida por combinaciones de elementos. En la Tierra, existen unos 92 elementos. Muchos son muy conocidos, como el carbono, que se encuentra en forma pura en el diamante y en el grafito; el oxígeno, abundante en el aire que respiramos; el calcio, que utilizan muchos organismos para construir conchas, cáscaras de huevo, huesos y dientes, y el hierro, que es el metal responsable del color rojo de nuestra sangre. La partícula más pequeña de un elemento es el átomo. Los átomos, a su vez, están constituidos por partículas más pequeñas: protones, neutrones y electrones.

En la actualidad, los físicos explican la estructura del átomo por medio del modelo orbital. Los átomos son las piezas fundamentales de toda la materia viva y no viva. Aun así, son muy pequeños y constituyen un espacio eminentemente vacío. Los electrones se mueven alrededor del núcleo a una gran velocidad -una fracción de la velocidad de la luz- siendo la distancia entre el electrón y el núcleo, en promedio, unas 1.000 veces el diámetro del núcleo.

En un átomo, existe una íntima relación entre los electrones y la energía. En un modelo simplificado, la distancia de un electrón al núcleo está determinada por la cantidad de energía potencial -o "energía de posición"- que posee el electrón. Así, los electrones tienen diferentes cantidades de energía de acuerdo a su ubicación con respecto al núcleo y, a su vez, su número y distribución determina el comportamiento químico de un átomo.

Las partículas formadas por dos o más átomos se conocen como moléculas que se mantienen juntas por medio de enlaces químicos. Dos tipos comunes son los enlaces iónicos y los enlaces covalentes.
Las reacciones químicas involucran el intercambio de electrones entre los átomos y pueden representarse con ecuaciones químicas. Tres tipos generales de reacciones químicas son:

a. la combinación de dos o más sustancias para formar una sustancia diferente,
b. la disociación de una sustancia en dos o más, y
c. el intercambio de átomos entre dos o más sustancias.

Las sustancias formadas por átomos de dos o más elementos diferentes, en proporciones definidas y constantes, se conocen como compuestos químicos.

Los seres vivos están constituidos por los mismos componentes químicos y físicos que las cosas sin vida, y obedecen a las mismas leyes físicas y químicas. Seis elementos (C, H, N, O, P y S) constituyen el 99% de toda la materia viva. Los átomos de estos elementos son pequeños y forman enlaces covalentes estables y fuertes. Con excepción del hidrógeno, todos pueden formar enlaces covalentes con dos o más átomos, dando lugar a las moléculas complejas que caracterizan a los sistemas vivos.

En los seres vivos la materia se ordena en los llamados niveles de organización biológica. Cada nivel, desde el subatómico hasta el de la biosfera, tiene propiedades particulares -o emergentes- que surgen de la interacción entre sus componentes.

Los átomos

El núcleo de un átomo contiene protones cargados positivamente y -a excepción del hidrógeno, (1H)- neutrones, que no tienen carga. El número atómico es igual al número de protones en el núcleo de un átomo. El peso atómico de un átomo es, aproximadamente, la suma del número de protones y neutrones existentes en su núcleo. Las propiedades químicas de un átomo están determinadas por sus electrones (partículas pequeñas, cargadas negativamente), que se encuentran fuera del núcleo. El número de electrones en un átomo es igual al número de protones y determina el número atómico.

Todos los átomos de un elemento determinado tienen el mismo número de protones en su núcleo. En algunas ocasiones, sin embargo, diferentes átomos del mismo elemento contienen diferentes números de neutrones. Estos átomos que, por lo tanto, difieren entre sí en sus pesos atómicos, pero no en sus números atómicos, se conocen como isótopos del elemento.

Los núcleos de los diferentes isótopos de un mismo elemento contienen el mismo número de protones, pero diferente número de neutrones. Así, los isótopos de un elemento tienen el mismo número atómico, pero difieren en sus pesos atómicos.

La mayoría de los elementos tienen varias formas isotópicas. Las diferencias en peso, aunque son muy pequeñas, son lo suficientemente grandes como para ser detectadas por los aparatos modernos de laboratorio. Además, si bien no todos, muchos de los isótopos menos comunes son radiactivos. Esto significa que el núcleo del átomo es inestable y emite energía cuando cambia a una forma más estable. La energía liberada por el núcleo de un isótopo radiactivo puede estar en forma de partículas subatómicas que se mueven rápidamente, de radiación electromagnética o en ambas formas. Pueden detectarse con un contador Geiger o con una película fotográfica

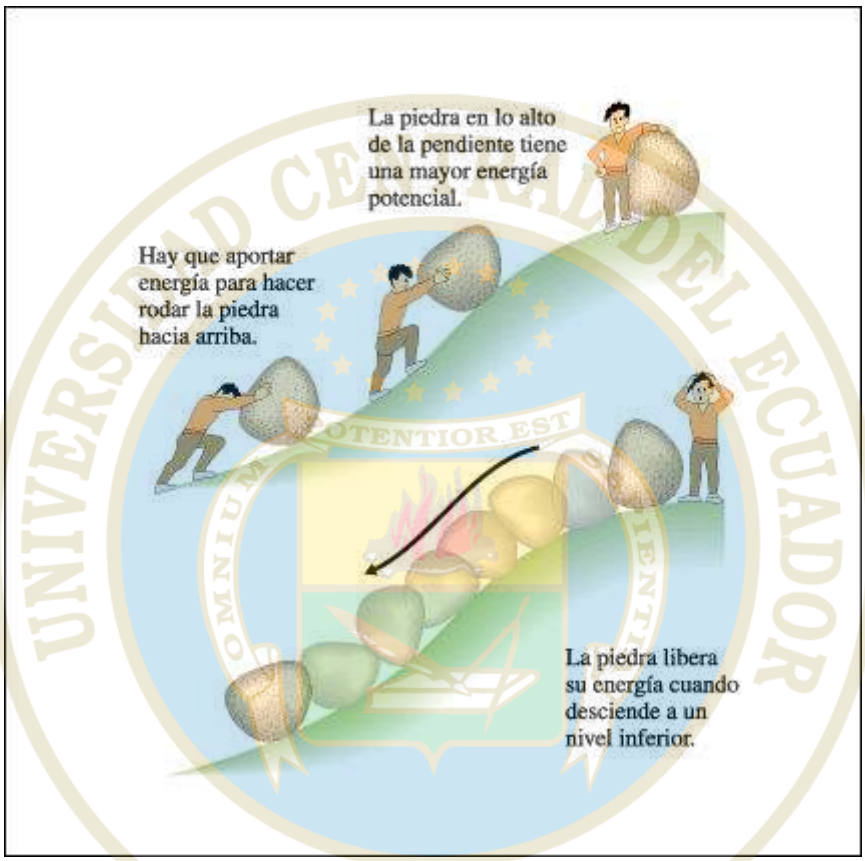
Elemento	Símbolo	Núcleo		Nº de electrones
		Nº de protones	Nº de neutrones*	
Hidrógeno	H	1	0	1
Helio	He	2	2	2
Carbono	C	6	6	6
Nitrógeno	N	7	7	7
Oxígeno	O	8	8	8
Sodio	Na	11	12	11
Fósforo	P	15	16	15
Azufre	S	16	16	16
Cloro	Cl	17	18	17
Potasio	K	19	20	19
Calcio	Ca	20	20	20

Electrones y energía

Los electrones más próximos al núcleo tienen menos energía que los más alejados y, de esta manera, se encuentran en un nivel energético más bajo. Un electrón tiende a ocupar el nivel energético más bajo disponible, pero con el ingreso de energía puede ser lanzado a un nivel energético más alto. Cuando el electrón regresa a un nivel de energía más bajo, se libera energía.

En un modelo simplificado, la distancia de un electrón al núcleo está determinada por la cantidad de energía potencial (llamada frecuentemente "energía de posición") que posee el electrón.

La siguiente analogía puede ser útil. Una roca que descansa en un terreno plano no gana ni pierde energía potencial. La energía usada para empujar la roca hasta la cima de una colina se transforma en energía potencial, almacenada en la roca cuando reposa en la cima de la colina. Esta energía potencial se convierte en energía cinética (o energía de movimiento) cuando la roca rueda cuesta abajo. Parte de la energía se pierde en forma de energía térmica, producida por la fricción entre la roca y la colina.



Variación en la energía potencial de un objeto según su altura.

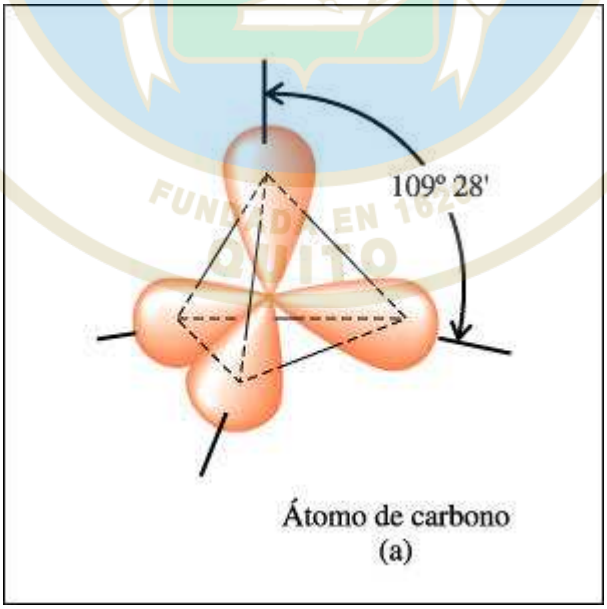
Enlaces y moléculas

Cuando los átomos entran en interacción mutua, de modo que se completan sus niveles energéticos exteriores, se forman partículas nuevas más grandes. Estas partículas constituidas por dos o más átomos se conocen como moléculas y las fuerzas que las mantienen unidas se conocen como enlaces. Hay dos tipos principales de enlaces: iónico y covalente.

Los enlaces iónicos se forman por la atracción mutua de partículas de carga eléctrica opuesta; esas partículas, formadas cuando un electrón salta de un átomo a otro, se conocen como iones. Para muchos átomos, la manera más simple de completar el nivel energético exterior consiste en ganar o bien perder uno o dos electrones. Este es el caso de la interacción del sodio con el cloro que forma cloruro de sodio a través de un enlace iónico. Estos enlaces pueden ser bastante fuertes

pero muchas sustancias iónicas se separan fácilmente en agua, produciendo iones libres.
Muchos iones constituyen un porcentaje ínfimo del peso vivo, pero desempeñan papeles centrales. El ion potasio (K+) es el principal ion con carga positiva en la mayoría de los organismos, y en su presencia puede ocurrir la mayoría de los procesos biológicos esenciales. Los iones calcio (Ca2+), potasio (K+) y sodio (Na+) están implicados todos en la producción y propagación del impulso nervioso. Además, el Ca2+ es necesario para la contracción de los músculos y para el mantenimiento de un latido cardíaco normal. El ion magnesio (Mg2+) forma parte de la molécula de clorofila, la cual atrapa la energía radiante del Sol en algunas algas y en las plantas verdes.

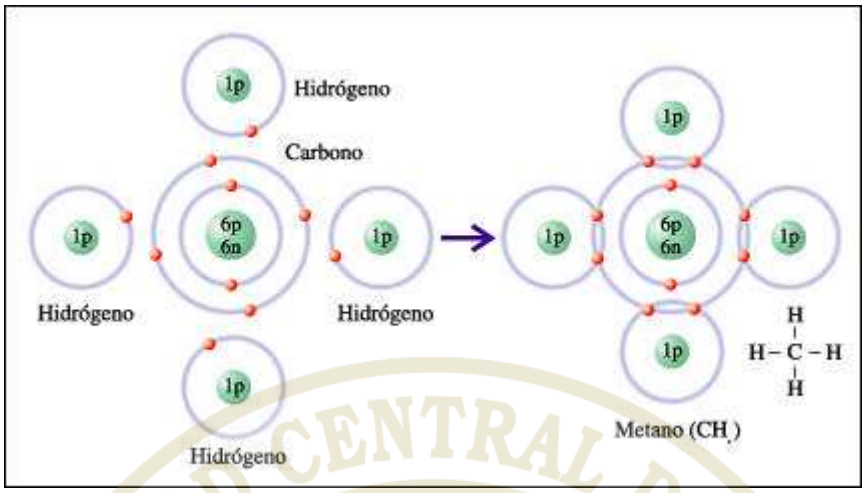
Los enlaces covalentes están formados por pares de electrones compartidos. Un átomo puede completar su nivel de energía exterior compartiendo electrones con otro átomo. En los enlaces covalentes, el par de electrones compartidos forma un orbital nuevo (llamado orbital molecular) que envuelve a los núcleos de ambos átomos. En un enlace de este tipo, cada electrón pasa parte de su tiempo alrededor de un núcleo y el resto alrededor del otro. Así, al compartir los electrones, ambos completan su nivel de energía exterior y neutralizan la carga nuclear.
Los átomos que necesitan ganar electrones para tener un nivel energético exterior completo y por lo tanto estable, tienen una fuerte tendencia a formar enlaces covalentes. Así, por ejemplo, un átomo de hidrógeno forma un enlace covalente simple con otro átomo de hidrógeno. También puede formar un enlace covalente con cualquier otro átomo que necesite ganar un electrón para completar su nivel de energía exterior.
La capacidad de los átomos de carbono para formar enlaces covalentes es de extraordinaria importancia en los sistemas vivos. Un átomo de carbono tiene cuatro electrones en su nivel energético exterior. Puede compartir cada uno de estos electrones con otro átomo, formando enlaces covalentes hasta con cuatro átomos. Los enlaces covalentes formados por un átomo de carbono pueden hacerse con cuatro átomos diferentes (los más frecuentes son hidrógeno, oxígeno y nitrógeno) o con otros átomos de carbono.



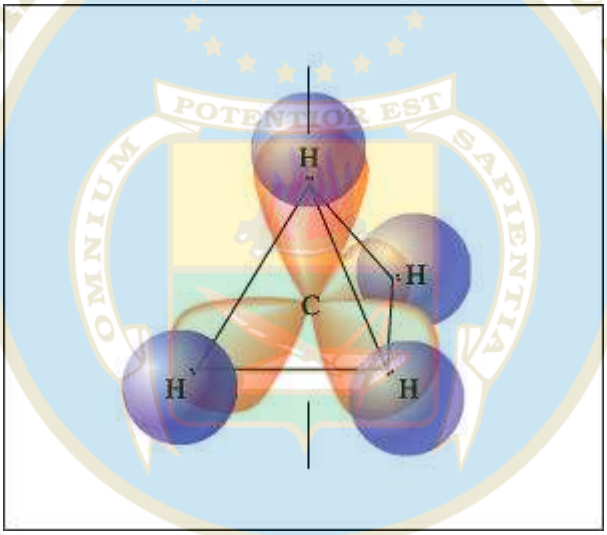
Orbitales del átomo de carbono

Cuando un átomo de carbono forma enlaces covalentes con otros cuatro átomos, los electrones de su nivel de energía exterior forman nuevos orbitales. Estos nuevos

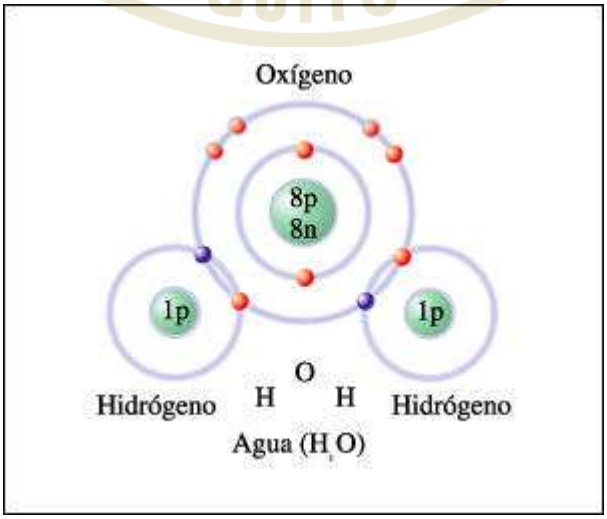
orbitales, todos con una misma configuración, se orientan hacia los cuatro vértices de un tetraedro. Así, los cuatro orbitales se encuentran separados tanto como es posible.



Reacción C-O.

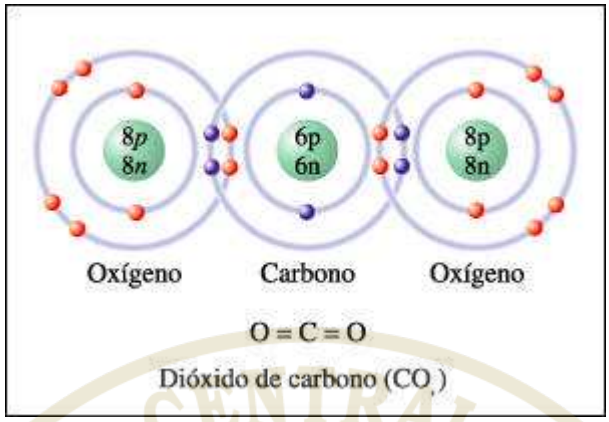


Representación tridimensional de la molécula de metano.



Dibujo esquemático de una molécula de agua (H2O).

Cada uno de los dos enlaces covalentes sencillos de esta molécula están formados por un electrón compartido del oxígeno y un electrón compartido del hidrógeno.



Esquema de la molécula de dióxido de carbono (CO2).

El átomo de carbono en el centro de la molécula participa con dos enlaces covalentes dobles, uno con cada átomo de oxígeno. Cada enlace doble está formado por dos pares de electrones compartidos por los dos átomos que participan en el enlace. En las fórmulas estructurales el enlace doble se representa por dos guiones paralelos: =.

Reacciones químicas

Los enlaces iónicos, covalentes polares y covalentes en realidad pueden ser considerados como versiones diferentes del mismo tipo de enlace. Las diferencias dependen de los diferentes grados de atracción que los átomos que se combinan ejercen sobre los electrones. En un enlace covalente completamente no polar, los electrones se comparten por igual. Esos enlaces pueden existir sólo entre átomos idénticos: H2, Cl2, O2 y N2, por ejemplo. En los enlaces covalentes polares, los electrones se comparten de modo desigual, y en los enlaces iónicos hay una atracción electrostática entre los iones negativa y positivamente cargados, como resultado de que han ganado o perdido previamente electrones.

La multitud de reacciones químicas que ocurren tanto en el mundo animado como en el inanimado pueden clasificarse en unos pocos tipos generales. Un tipo de reacción puede ser una combinación simple representada por la expresión:

A + B -> AB

Ejemplos de este tipo de reacción son la combinación de los iones sodio y los iones cloruro para formar cloruro de sodio, y la combinación del gas hidrógeno con el gas oxígeno para producir agua.

Una reacción también puede ser de disociación:

AB -> A + B

Por ejemplo, la ecuación anterior, que muestra la formación del agua, puede ocurrir en sentido inverso.

2H2O -> 2H2 + O2

Esto significa que las moléculas de agua producen los gases hidrógeno y oxígeno.

Una reacción también puede implicar un intercambio, tomando la forma:

AB + CD -> AD + CB

Un ejemplo de dicho intercambio ocurre cuando los compuestos químicos hidróxido de sodio (NaOH) y ácido clorhídrico (HCl) reaccionan, produciendo sal de mesa y agua:

NaOH + HCl -> NaCl + H2O

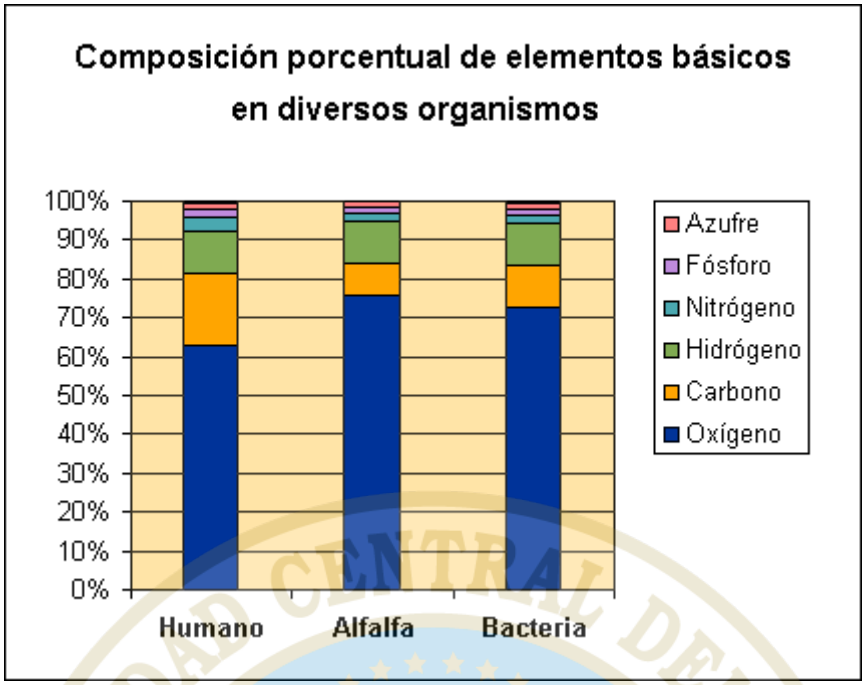
Disposición de los electrones en algunos elementos familiares

Elemento	Símbolo	Nº atómico	Nº de electrones en cada nivel de energía			
			1º	2º	3º	4º
Hidrógeno	(H)	1	1	—	—	—
Helio	(He)	2	2	—	—	—
Carbono	(C)	6	2	4	—	—
Nitrógeno	(N)	7	2	5	—	—
Oxígeno	(O)	8	2	6	—	—
Neón	(Ne)	10	2	8	—	—
Sodio	(Na)	11	2	8	1	—
Fósforo	(P)	15	2	8	5	—
Azufre	(S)	16	2	8	6	—
Cloro	(Cl)	17	2	8	7	—
Argón	(Ar)	18	2	8	8	—
Potasio	(K)	19	2	8	8	1
Calcio	(Ca)	20	2	8	8	2

El primer nivel de energía puede contener un máximo de dos electrones, el segundo nivel un máximo de ocho, al igual que el tercer nivel energético de los elementos, hasta el Número Atómico 20 (calcio). En los elementos de mayor Número Atómico, el tercer nivel energético tiene orbitales internos adicionales, que pueden tener un máximo de diez electrones más. Como se puede observar, el cuarto nivel de electrones se empieza a llenar antes de completarse el tercero.

Elementos biológicamente importantes

Los elementos son, por definición, sustancias que no pueden ser desintegradas en otras sustancias por medios químicos ordinarios. De los 92 elementos naturales de la Tierra, sólo seis constituyen aproximadamente el 99% de todos los tejidos vivos. Estos seis elementos son el carbono, el hidrógeno, el nitrógeno, el oxígeno, el fósforo y el azufre, a los cuales se los conoce con la sigla CHNOPS. Sin embargo, no son los elementos más abundantes en la superficie de la Tierra.



Composición atómica de tres organismos representativos

Elemento	Humano	Alfalfa	Bacteria
Carbono	19,37%	11,34%	12,14%
Hidrógeno	9,31%	8,72%	9,94%
Nitrógeno	5,14%	0,83%	3,04%
Oxígeno	62,81%	77,90%	73,68%
Fósforo	0,63%	0,71%	0,60%
Azufre	0,64%	0,10%	0,32%
CHNOPS			
Total:	97,90%	99,60%	99,72%

¿Por qué, cuando la vida se organizó y evolucionó, fueron estos elementos tan importantes? Una clave es que los átomos de todos estos elementos necesitan ganar electrones para completar sus niveles de energía exteriores. Así, generalmente forman enlaces covalentes. Dado que estos átomos son pequeños, los electrones compartidos en los enlaces se mantienen próximos a los núcleos, produciendo moléculas muy estables. Más aun, con excepción del hidrógeno, los átomos de todos estos elementos pueden formar enlaces con dos o más átomos, haciendo posible la constitución de las moléculas grandes y complejas esenciales para las estructuras y funciones de los sistemas vivos.

Niveles de organización biológica

Uno de los principios fundamentales de la biología es que los seres vivos obedecen a las leyes de la física y la química. Los organismos están constituidos por los mismos componentes químicos -átomos y moléculas- que las cosas inanimadas. Esto no significa, sin embargo, que los organismos sean "solamente" los átomos y

moléculas de los cuales están compuestos; hay diferencias reconocibles entre los sistemas vivos y los no vivos.

En cualquier organismo, como la bacteria Escherichia coli, los átomos que lo constituyen se combinan entre sí de forma muy específica. Gran parte del hidrógeno y del oxígeno está presente en forma de agua, lo cual da cuenta de la mayor parte del peso de la E. coli. Además del agua, cada bacteria contiene aproximadamente 5.000 clases de macromoléculas diferentes. Algunas de ellas desempeñan funciones estructurales, otras regulan la función celular y casi 1.000 están relacionadas con la información genética. Algunas de las macromoléculas actúan recíprocamente con el agua para formar una película delicada y flexible, una membrana, que encierra a todos los otros átomos y moléculas que componen la E. coli. Así encerrados, constituyen, notablemente, una célula, una entidad viva.

Al igual que otros organismos vivos, puede transformar la energía tomando moléculas del medio y utilizarlas para sus procesos de crecimiento y reproducción. Puede intercambiar información genética con otras células de E. coli. Puede moverse impulsándose con la rotación de fibras delgadas y flexibles unidas a una estructura que se asemeja a la caja de cambios de un automóvil, pero es mucho más antigua. La dirección del movimiento no es al azar; la E. coli, pequeña como es, tiene un número de distintos sensores que la capacitan para detectar y moverse hacia los alimentos y alejarse de las sustancias nocivas.

La E. coli es uno de los organismos microscópicos más conocidos. Su residencia preferida es el tracto intestinal del ser humano, donde vive en íntima asociación con las células que forman el tapiz de ese tracto. Estas células humanas se asemejan a la E. coli en muchos aspectos importantes: contienen aproximadamente la misma proporción de las mismas seis clases de átomos y, como en la E. coli, estos átomos están organizados en macromoléculas. Sin embargo, las células humanas también son muy distintas de la E. coli. Por un lado, son de tamaño mucho mayor; por otro, mucho más complejas. Lo más importante es que no son entidades independientes como las células de E. coli, pues cada una forma parte de un organismo pluricelular. En éstos, las células individuales están especializadas en cumplir funciones particulares, que ayudan a la función del organismo en conjunto. Cada célula del tapiz intestinal vive durante unos pocos días; el organismo, con suerte, vivirá varias décadas. La E. coli, las células de su huésped humano y otros microorganismos que viven en el tracto intestinal interactúan unos con otros. Habitualmente esto ocurre sin consecuencias, de modo que no nos damos cuenta de estas interacciones, pero ocasionalmente tomamos conciencia del delicado equilibrio que existe. Por ejemplo, muchos de nosotros hemos tenido la experiencia de tomar un antibiótico para curar un tipo de infección para finalmente adquirir otro tipo de infección, causado en general por un tipo de levadura. Lo que ocurre es que el antibiótico mata no sólo a las bacterias que causan la infección inicial, sino también a las E. coli y a los otros habitantes normales de nuestro tracto intestinal. Las células de levadura no son susceptibles al antibiótico y, por lo tanto, se apoderan del territorio, del mismo modo que ciertas especies de plantas se apoderarán rápidamente de cualquier pedazo de terreno del que se elimine la vegetación original.

Las E. coli y otras células con las que interacstúan ilustran lo que conocemos como niveles de organización biológica. En cada nivel, la interacción entre sus componentes determina las propiedades de ese nivel. Así, desde el primer nivel de organización con el cual los biólogos habitualmente se relacionan, el nivel subatómico, hasta el nivel de la biosfera, se producen interacciones permanentes. Durante un largo espacio de tiempo estas interacciones dieron lugar al cambio evolutivo. En una escala de tiempo más corta, estas interacciones determinan la organización de la materia viva

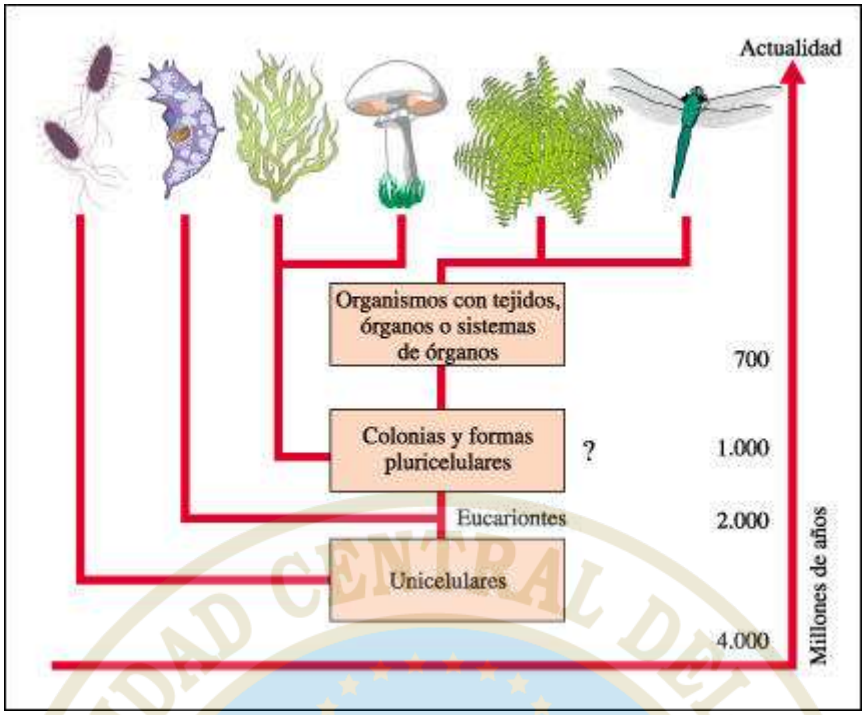


Gráfico que representa la aparición de distintos niveles de complejidad.

A medida que la vida fue evolucionando, aparecieron formas de organización más complejas. Sin embargo, los niveles más simples de organización persistieron en especies que también fueron evolucionando, muchas de las cuales sobrevivieron hasta la actualidad. La formas de vida con niveles de organización tisular, de órganos y de sistemas aparecen en el registro fósil en el mismo período geológico. En el diagrama anterior no se representan los numerosos tipos de organismos que se extinguieron a lo largo de la historia de la vida.

El cuarto Blanco - Biblioteca Web

Capítulo 2. Agua

El agua, el líquido más común de la superficie terrestre, el componente principal en peso de todos los seres vivos, tiene un número de propiedades destacables. Estas propiedades son consecuencia de su estructura molecular y son responsables de la "aptitud" del agua para desempeñar su papel en los sistemas vivos.

La estructura de la molécula de agua está dada por dos átomos de hidrógeno y un átomo de oxígeno que se mantienen unidos por enlaces covalentes. Es una molécula polar y, en consecuencia, forma enlaces -llamados puentes de hidrógeno- con otras moléculas. Aunque los enlaces individuales son débiles -se rompen y se

vuelven a formar continuamente- la fuerza total de los enlaces que mantienen a las moléculas juntas es muy grande.

Los puentes de hidrógeno determinan muchas de las extraordinarias propiedades del agua. Entre ellas están su gran cohesión, su alta tensión superficial y sus altos calores específico, de vaporización y de fusión. Los fenómenos de capilaridad e imbibición están también relacionados con la presencia de puentes de hidrógeno.

La polaridad de la molécula de agua es, además, responsable de su adhesión a otras sustancias polares, de ahí, su tendencia al movimiento capilar.
También debido a su polaridad el agua es un buen solvente para iones y moléculas polares. Las moléculas que se disuelven fácilmente en agua se conocen como hidrofílicas. Las moléculas de agua, a raíz de su polaridad, excluyen activamente de la solución a las moléculas no polares. Las moléculas excluidas de la solución acuosa se conocen como hidrofóbicas.

El agua tiene una ligera tendencia a ionizarse, o sea, a separarse en iones H+ (en realidad iones hidronio H3O+) y en iones OH-. En el agua pura, el número de iones H+ y el número de iones OH- es igual a 10-7 mol por litro. Una solución que contiene más iones H+ que iones OH- es ácida; una solución que contiene más iones OH- que iones H+ es básica o alcalina. La escala de pH refleja la proporción de iones H+ a iones OH-. Una solución ácida tiene un pH inferior a 7; una solución básica tiene un pH superior a 7. Casi todas las reacciones químicas de los sistemas vivos tienen lugar en un estrecho intervalo de pH alrededor de la neutralidad. Los organismos mantienen este estrecho intervalo de pH por medio de buffers, que son combinaciones de formas de ácidos débiles o bases débiles; dadores y aceptores de H+.

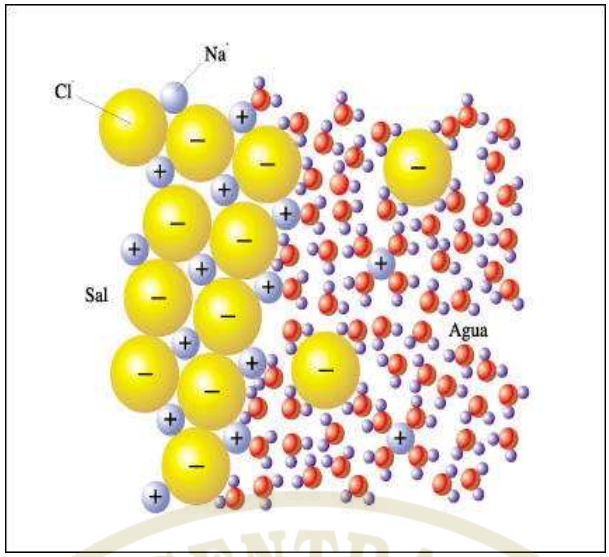
La estructura del agua

La molécula de agua es polar, con dos zonas débilmente negativas y dos zonas débilmente positivas; en consecuencia, entre sus moléculas se forman enlaces débiles.

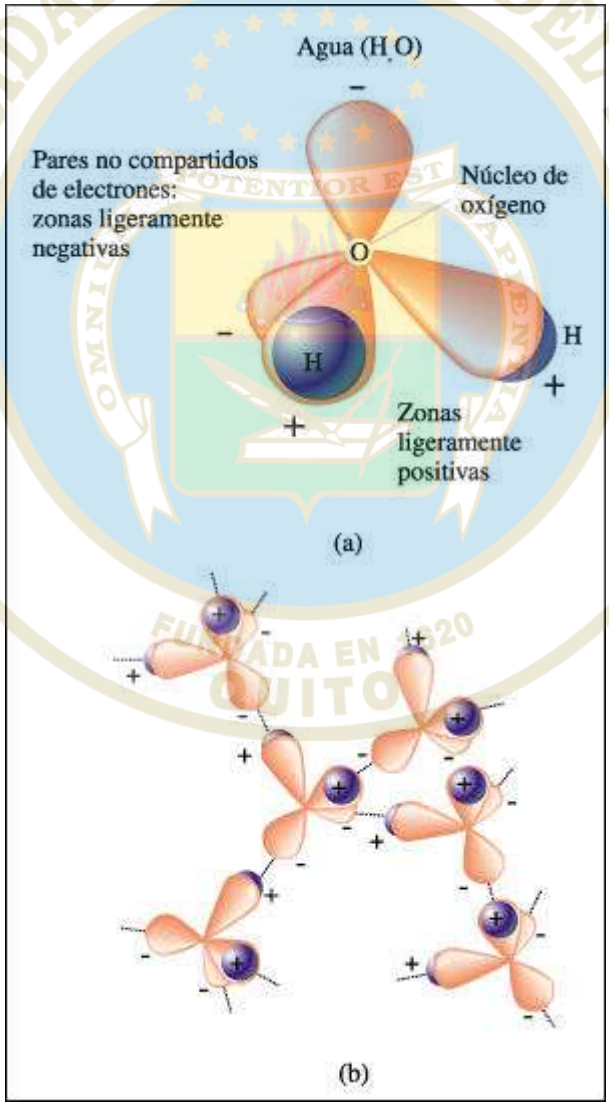
La molécula de agua (H2O) puede ser representada de varias maneras distintas. Una de ellas es el modelo compacto y otra el modelo de esferas.

a. En el modelo compacto, el átomo de oxígeno está representado por la esfera roja y los átomos de hidrógeno por las esferas azules. A raíz de su sencillez, este modelo a menudo se utiliza como un símbolo conveniente de la molécula de agua.

b. El modelo de esferas y varillas remarca que los átomos están unidos por enlaces covalentes; también da cierta indicación de la geometría de la molécula. Una descripción más precisa de la forma de la molécula la proporciona el modelo orbital.



La estructura de la molécula de agua.



La polaridad de la molécula de agua y sus consecuencias.

a. Como se ve en este modelo, el modelo orbital, desde el núcleo de oxígeno de una molécula de agua se ramifican cuatro orbitales constituyendo un tetraedro hipotético. Dos de los orbitales están formados por los electrones compartidos que enlazan los átomos de hidrógeno al átomo de oxígeno. Debido a la fuerte atracción que ejerce el núcleo del oxígeno hacia los electrones, los electrones que intervienen en los enlaces covalentes pasan más tiempo alrededor del núcleo de oxígeno que el que pasan alrededor de los núcleos de hidrógeno. En consecuencia, la región que se encuentra cerca de cada núcleo de hidrógeno es una zona débilmente positiva. Además, el átomo de oxígeno tiene cuatro electrones adicionales en su nivel energético exterior. Estos electrones, que no están implicados en el enlace covalente con el hidrógeno, están apareados en dos orbitales.

Cada uno de estos orbitales es una zona débilmente negativa. Así, la molécula de agua, desde el punto de vista de la polaridad, tiene cuatro "vértices", dos "vértices'' cargados positivamente y otros dos cargados negativamente.

b. Como resultado de estas zonas positivas y negativas, cada molécula de agua puede formar puentes de hidrógeno (representadas por líneas de puntos) con otras cuatro moléculas de agua. En condiciones normales de presión y temperatura, los puentes de hidrógeno se rompen y vuelven a formarse continuamente, siguiendo un patrón variable. Por esa causa, el agua es un líquido.

Estos enlaces, en los que se une un átomo de hidrógeno con carga positiva débil que forma parte de una molécula, con un átomo de oxígeno que posee carga negativa débil y que pertenece a otra molécula, se conocen como puentes de hidrógeno. Cada molécula de agua puede formar puentes de hidrógeno con otras cuatro moléculas de agua. Aunque los enlaces individuales son débiles y se rompen continuamente, la fuerza total de los enlaces que mantienen a las moléculas juntas es muy grande.

Consecuencias del puente de hidrógeno

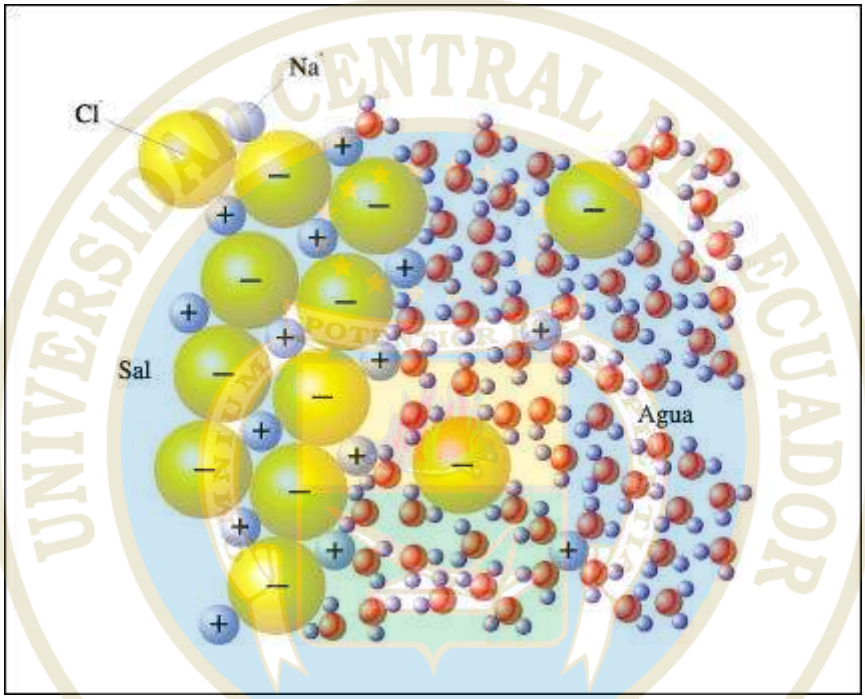
Los puentes de hidrógeno son los responsables de las propiedades características del agua; entre ellas, de la gran cohesión, o atracción mutua, de sus moléculas. La cohesión trae como consecuencia la alta tensión superficial que permite, por ejemplo, que una hoja de afeitar colocada delicadamente sobre la superficie del agua flote.

La enorme cantidad de puentes de hidrógeno que presenta el agua también es responsable de su resistencia a los cambios de temperatura. El agua tiene un alto calor específico -o capacidad calorífica- un alto calor de vaporización y un alto calor de fusión. La acción capilar -o capilaridad- y la imbibición son también fenómenos relacionados con las uniones entre moléculas de agua. Si se mantienen dos láminas de vidrio juntas y se sumerge un extremo en agua, la cohesión y la adhesión combinadas harán que el agua ascienda entre las dos láminas por capilaridad. De igual modo, la capilaridad hace que el agua suba por tubos de vidrio muy finos, que ascienda en un papel secante, o que atraviese lentamente los pequeños espacios entre las partículas del suelo y, de esta manera, esté disponible para las raíces de las plantas. La imbibición, por otra parte, es la absorción o penetración capilar de moléculas de agua en sustancias tales como la madera o la gelatina que, como resultado de ello, se hinchan. Las presiones desarrolladas por imbibición pueden ser sorprendentemente grandes.

El agua como solvente

Dentro de los sistemas vivos, muchas sustancias se encuentran en solución acuosa. Una solución es una mezcla uniforme de moléculas de dos o más sustancias. La sustancia presente en mayor cantidad, que es habitualmente líquida, se llama solvente, y las sustancias presentes en cantidades menores se llaman solutos. La polaridad de las moléculas de agua es la responsable de la capacidad solvente del agua. Las moléculas polares de agua tienden a separar sustancias iónicas, como el cloruro de sodio (NaCl), en sus iones constituyentes. Las moléculas de agua se aglomeran alrededor de los iones con carga y los separan unos de otros.

Este diagrama muestra al cloruro de sodio (NaCl) disolviéndose en el agua a medida que las moléculas de ésta se aglomeran alrededor de los iones individuales sodio y cloruro separándolos unos de otros. Nótese la diferencia entre el modo en que las moléculas de agua están dispuestas alrededor de los iones sodio y la manera en que se disponen alrededor de los iones cloruro.



Dada la polaridad de sus moléculas, el agua puede servir como disolvente para sustancias iónicas y moléculas polares.

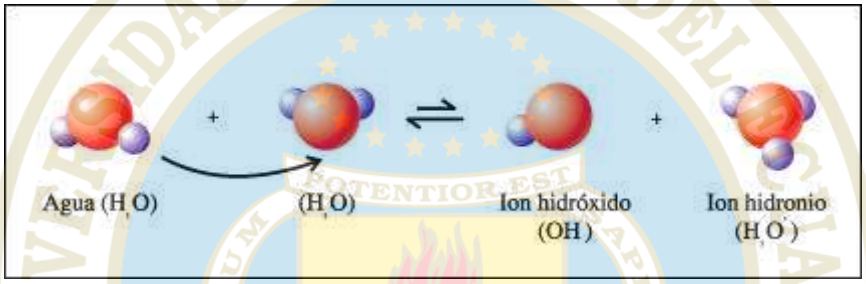
Muchas de las moléculas importantes en los sistemas vivos que presentan uniones covalentes, como los azúcares, tienen regiones de carga parcial positiva o negativa. Estas moléculas, por lo tanto, atraen moléculas de agua y también se disuelven en agua. Las moléculas polares que se disuelven rápidamente en agua son llamadas hidrofílicas ("que aman al agua''). Estas moléculas se disuelven fácilmente en agua porque sus regiones parcialmente cargadas atraen moléculas de agua tanto o más que lo que se atraen entre sí. Las moléculas polares de agua compiten de este modo con la atracción existente entre las moléculas de soluto.

Moléculas tales como las grasas, que carecen de regiones polares, tienden a ser muy insolubles en el agua. Los puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua actúan como una fuerza que excluye a las moléculas no polares. Como resultado de esta exclusión, las moléculas no polares tienden a agruparse en el agua, al igual que las gotitas de grasa tienden a juntarse, por ejemplo, en la superficie del caldo de gallina. Dichas moléculas son llamadas hidrofóbicas ("que tienen aversión por el agua") y los agrupamientos se producen por interacciones hidrofóbicas.

Ionización del agua: ácidos y bases

En el agua líquida hay una leve tendencia a que un átomo de hidrógeno salte del átomo de oxígeno al que está unido covalentemente, al otro átomo de oxígeno al que se encuentra unido por un puente de hidrógeno. En esta reacción se producen dos iones: el ion hidronio (H3O+) y el ion hidróxido (OH-). En cualquier volumen dado de agua pura se encuentra ionizado de esta forma un número pequeño, pero constante, de moléculas de agua. El número es constante porque la tendencia del agua a ionizarse se contrapesa con la tendencia de los iones a reunirse. Así, aunque algunas moléculas están ionizándose, un número igual de otras moléculas está formándose; este estado se conoce como equilibrio dinámico.

Cuando el agua se ioniza, un núcleo de hidrógeno (o sea, un protón) se desplaza del átomo de oxígeno al cual se encuentra unido covalentemente, al átomo de oxígeno con el que establece un puente de hidrógeno. Los iones resultantes son el ion hidróxido cargado negativamente y el ion hidronio cargado positivamente. En este diagrama, las esferas grandes representan al oxígeno y las pequeñas al hidrógeno.



Ionización del agua

En el agua pura, el número de iones H+ iguala exactamente al número de iones OH- ya que ningún ion puede formarse sin el otro cuando solamente hay moléculas de H2O presentes. Sin embargo, cuando una sustancia iónica o una sustancia con moléculas polares se disuelve en el agua, pueden cambiar los números relativos de los iones H+ y OH-.

Por ejemplo, cuando el ácido clorhídrico (HCl) se disuelve en agua, se ioniza casi completamente en iones H+ y Cl-; como resultado de esto, una solución de HCl (ácido clorhídrico) contiene más iones H+ que OH-. De modo inverso, cuando el hidróxido de sodio (NaOH) se disuelve en agua, forma iones Na+ y OH-; así, en una solución de hidróxido de sodio en agua hay más iones OH- que H+.

Una solución es ácida cuando el número de iones H+ supera al número de iones OH-, de modo contrario, una solución es básica -o alcalina- cuando el número de iones OH- supera al número de iones H+. Así, un ácido es una sustancia que provoca un incremento en el número relativo de iones H+ en una solución, y una base es una sustancia que provoca un incremento en el número relativo de iones OH-.

Los ácidos y bases fuertes son sustancias, tales como el HCl y el NaOH, que se ionizan casi completamente en agua, dando como resultado incrementos relativamente grandes en las concentraciones de iones H+ y OH-, respectivamente. Los ácidos y bases débiles, por contraste, son aquellos que se ionizan sólo ligeramente, dando como resultado incrementos relativamente pequeños en la concentración de iones H+ u OH-.

Dada la fuerte tendencia de los iones H+ y OH- a combinarse y la débil tendencia del agua a ionizarse, la concentración de los iones OH- disminuirá siempre a medida que la concentración de los iones H+ se incremente (como, por ejemplo, cuando se añade HCl al agua), y viceversa. En otras palabras, si un ácido y una base de fuerzas comparables se añaden en cantidades equivalentes, la solución no tendrá un exceso ni de iones H+ ni de OH-.

Muchos de los ácidos importantes en los sistemas vivos deben sus propiedades ácidas a un grupo de átomos llamado grupo carboxilo, que incluye un átomo de carbono, dos átomos de oxígeno y un átomo de hidrógeno (simbolizado como -COOH). Cuando se disuelve en agua una sustancia que contiene un grupo carboxilo, algunos de los grupos -COOH se disocian y producen iones hidrógeno. Así, los compuestos que contienen grupos carboxilo son dadores de iones hidrógeno, o ácidos. Son ácidos débiles, sin embargo, porque el grupo -COOH se ioniza sólo levemente.
Entre las bases más importantes de los sistemas vivos se encuentran los compuestos que contienen al grupo amino (-NH2). Este grupo tiene una tendencia débil a aceptar iones hidrógeno, formando por lo tanto el grupo -NH3+. En tanto los iones hidrógeno son eliminados de la solución por el grupo amino, la concentración relativa de los iones H+ disminuye y la concentración relativa de los iones OH- aumenta. Grupos, tales como el -NH2, que son aceptores débiles de iones hidrógeno son, así, bases débiles.

Los químicos expresan el grado de acidez por medio de la escala de pH. El símbolo "pH" indica el logaritmo negativo de la concentración de iones hidrógeno en unidades de moles por litro. Los números cuyos logaritmos son de interés para nosotros son las concentraciones de iones hidrógeno en las soluciones, que se expresan en moles por litro.

La ionización que ocurre en un litro de agua pura da como resultado la formación, en el equilibrio, de 1/10.000.000 de mol de iones hidrógeno (y, como hemos notado previamente, exactamente la misma cantidad de iones hidróxido). En forma decimal, esta concentración de iones hidrógeno se escribe como 0,0000001 mol por litro o, en forma exponencial, como 10-7 mol por litro. El logaritmo es el exponente -7 y el logaritmo negativo es 7; con referencia a la escala de pH, se lo menciona simplemente como pH 7. A pH 7 las concentraciones de H+ y OH- libres son exactamente iguales dado que están en agua pura. Este es un estado neutro. Cualquier pH por debajo de 7 es ácido y cualquier pH por encima de 7 es básico. Cuanto menor sea el valor del pH, mayor será la concentración de iones hidrógeno. Dado que la escala de pH es logarítmica, una diferencia en una unidad de pH implica una diferencia de 10 veces en la concentración de iones hidrógeno. Por ejemplo, una solución de pH 3 tiene 1.000 veces más iones H+ que una solución de pH 6.

Una diferencia de una unidad de pH refleja una diferencia de 10 veces en la concentración de iones H+. Las bebidas cola, por ejemplo, son 10 veces más ácidas que el jugo de tomate. Los jugos gástricos son 100 veces más ácidos que las bebidas cola.

Casi toda la química de los seres vivos tiene lugar a pH entre 6 y 8. Como excepciones notables podemos mencionar los procesos químicos en el estómago de los humanos y otros animales, que tienen lugar a pH de aproximadamente 2. La sangre humana, por ejemplo, mantiene un pH casi constante de 7,4, a pesar del hecho de que es el vehículo de gran número y variedad de nutrientes y otros compuestos químicos que reparte entre las células, así como de la eliminación de desechos, muchos de los cuales son ácidos y bases.

El mantenimiento de un pH constante, un ejemplo de homeostasis, es importante porque el pH influye en gran medida en la velocidad de las reacciones químicas. Los organismos resisten cambios fuertes y repentinos en el pH de la sangre y otros fluidos corporales por medio de amortiguadores o buffers, que son combinaciones de formas dadoras de H+ y aceptoras de H+ de ácidos o bases débiles.

Los buffers mantienen el pH constante por su tendencia a combinarse con iones H+, eliminándolos así de la solución cuando la concentración de iones H+ comienza a elevarse y liberándolos cuando desciende. En los sistemas vivos funciona una gran variedad de buffers, siendo cada uno de ellos más efectivo al pH particular en el que las concentraciones del dador y del aceptor de H+ son iguales.

Capítulo 2. **Agua**

El agua, el líquido más común de la superficie terrestre, el componente principal en peso de todos los seres vivos, tiene un número de propiedades destacables. Estas propiedades son consecuencia de su estructura molecular y son responsables de la "aptitud" del agua para desempeñar su papel en los sistemas vivos.

La estructura de la molécula de agua está dada por dos átomos de hidrógeno y un átomo de oxígeno que se mantienen unidos por enlaces covalentes. Es una molécula polar y, en consecuencia, forma enlaces -llamados puentes de hidrógeno- con otras moléculas. Aunque los enlaces individuales son débiles -se rompen y se vuelven a formar continuamente- la fuerza total de los enlaces que mantienen a las moléculas juntas es muy grande.

Los puentes de hidrógeno determinan muchas de las extraordinarias propiedades del agua. Entre ellas están su gran cohesión, su alta tensión superficial y sus altos calores específico, de vaporización y de fusión. Los fenómenos de capilaridad e imbibición están también relacionados con la presencia de puentes de hidrógeno.

La polaridad de la molécula de agua es, además, responsable de su adhesión a otras sustancias polares, de ahí, su tendencia al movimiento capilar.
También debido a su polaridad el agua es un buen solvente para iones y moléculas polares. Las moléculas que se disuelven fácilmente en agua se conocen como hidrofílicas. Las moléculas de agua, a raíz de su polaridad, excluyen activamente de la solución a las moléculas no polares. Las moléculas excluidas de la solución acuosa se conocen como hidrofóbicas.

El agua tiene una ligera tendencia a ionizarse, o sea, a separarse en iones H+ (en realidad iones hidronio H3O+) y en iones OH-. En el agua pura, el número de iones H+ y el número de iones OH- es igual a 10-7 mol por litro. Una solución que contiene más iones H+ que iones OH- es ácida; una solución que contiene más iones OH- que iones H+ es básica o alcalina. La escala de pH refleja la proporción de iones H+ a iones OH-. Una solución ácida tiene un pH inferior a 7; una solución básica tiene un pH superior a 7. Casi todas las reacciones químicas de los sistemas vivos tienen lugar en un estrecho intervalo de pH alrededor de la neutralidad. Los organismos mantienen este estrecho intervalo de pH por medio de buffers, que son combinaciones de formas de ácidos débiles o bases débiles; dadores y aceptores de H+.

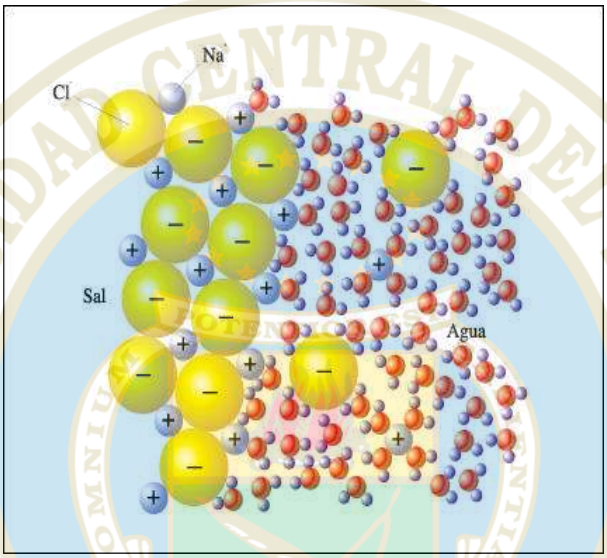
La estructura del agua

La molécula de agua es polar, con dos zonas débilmente negativas y dos zonas débilmente positivas; en consecuencia, entre sus moléculas se forman enlaces débiles.

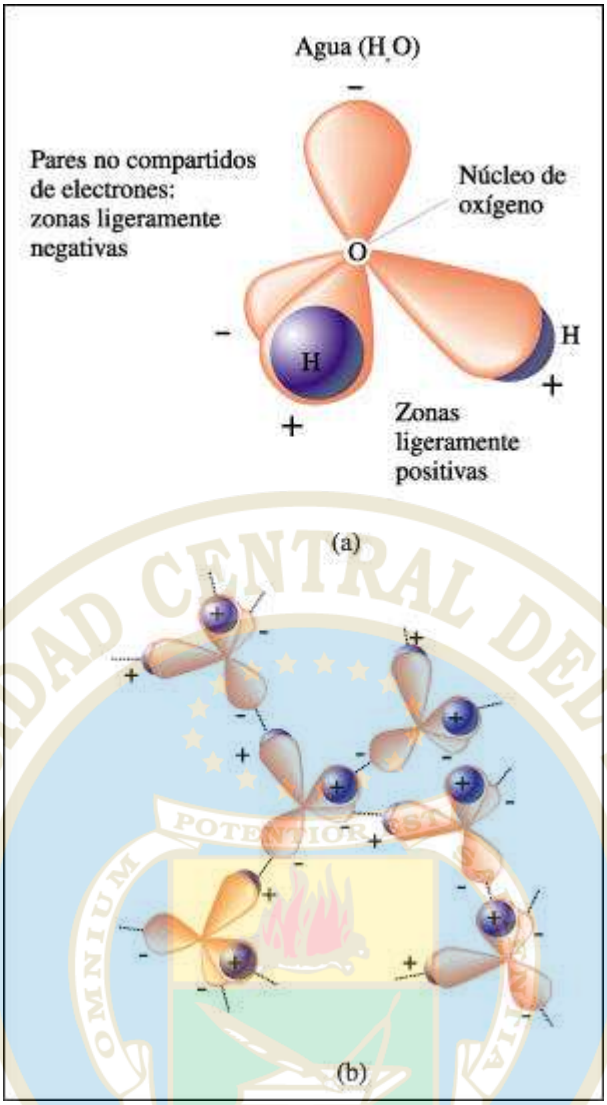
La molécula de agua (H2O) puede ser representada de varias maneras distintas. Una de ellas es el modelo compacto y otra el modelo de esferas.

a. En el modelo compacto, el átomo de oxígeno está representado por la esfera roja y los átomos de hidrógeno por las esferas azules. A raíz de su sencillez, este modelo a menudo se utiliza como un símbolo conveniente de la molécula de agua.

b. El modelo de esferas y varillas remarca que los átomos están unidos por enlaces covalentes; también da cierta indicación de la geometría de la molécula. Una descripción más precisa de la forma de la molécula la proporciona el modelo orbital.



La estructura de la molécula de agua.



La polaridad de la molécula de agua y sus consecuencias.

a. Como se ve en este modelo, el modelo orbital, desde el núcleo de oxígeno de una molécula de agua se ramifican cuatro orbitales constituyendo un tetraedro hipotético. Dos de los orbitales están formados por los electrones compartidos que enlazan los átomos de hidrógeno al átomo de oxígeno. Debido a la fuerte atracción que ejerce el núcleo del oxígeno hacia los electrones, los electrones que intervienen en los enlaces covalentes pasan más tiempo alrededor del núcleo de oxígeno que el que pasan alrededor de los núcleos de hidrógeno. En consecuencia, la región que se encuentra cerca de cada núcleo de hidrógeno es una zona débilmente positiva. Además, el átomo de oxígeno tiene cuatro electrones adicionales en su nivel energético exterior. Estos electrones, que no están implicados en el enlace covalente con el hidrógeno, están apareados en dos orbitales.

Cada uno de estos orbitales es una zona débilmente negativa. Así, la molécula de agua, desde el punto de vista de la polaridad, tiene cuatro "vértices", dos "vértices'' cargados positivamente y otros dos cargados negativamente.

b. Como resultado de estas zonas positivas y negativas, cada molécula de agua puede formar puentes de hidrógeno (representadas por líneas de puntos) con otras cuatro moléculas de agua. En condiciones normales de presión y temperatura, los

puentes de hidrógeno se rompen y vuelven a formarse continuamente, siguiendo un patrón variable. Por esa causa, el agua es un líquido.

Estos enlaces, en los que se une un átomo de hidrógeno con carga positiva débil que forma parte de una molécula, con un átomo de oxígeno que posee carga negativa débil y que pertenece a otra molécula, se conocen como puentes de hidrógeno. Cada molécula de agua puede formar puentes de hidrógeno con otras cuatro moléculas de agua. Aunque los enlaces individuales son débiles y se rompen continuamente, la fuerza total de los enlaces que mantienen a las moléculas juntas es muy grande.

Consecuencias del puente de hidrógeno

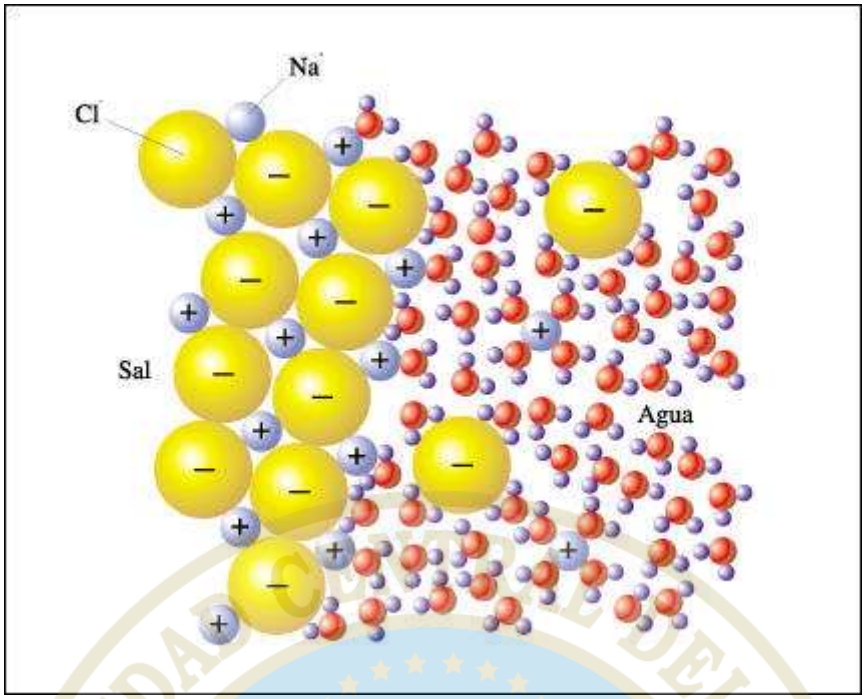
Los puentes de hidrógeno son los responsables de las propiedades características del agua; entre ellas, de la gran cohesión, o atracción mutua, de sus moléculas. La cohesión trae como consecuencia la alta tensión superficial que permite, por ejemplo, que una hoja de afeitar colocada delicadamente sobre la superficie del agua flote.

La enorme cantidad de puentes de hidrógeno que presenta el agua también es responsable de su resistencia a los cambios de temperatura. El agua tiene un alto calor específico -o capacidad calorífica- un alto calor de vaporización y un alto calor de fusión. La acción capilar -o capilaridad- y la imbibición son también fenómenos relacionados con las uniones entre moléculas de agua. Si se mantienen dos láminas de vidrio juntas y se sumerge un extremo en agua, la cohesión y la adhesión combinadas harán que el agua ascienda entre las dos láminas por capilaridad. De igual modo, la capilaridad hace que el agua suba por tubos de vidrio muy finos, que ascienda en un papel secante, o que atraviese lentamente los pequeños espacios entre las partículas del suelo y, de esta manera, esté disponible para las raíces de las plantas. La imbibición, por otra parte, es la absorción o penetración capilar de moléculas de agua en sustancias tales como la madera o la gelatina que, como resultado de ello, se hinchan. Las presiones desarrolladas por imbibición pueden ser sorprendentemente grandes.

El agua como solvente

Dentro de los sistemas vivos, muchas sustancias se encuentran en solución acuosa. Una solución es una mezcla uniforme de moléculas de dos o más sustancias. La sustancia presente en mayor cantidad, que es habitualmente líquida, se llama solvente, y las sustancias presentes en cantidades menores se llaman solutos. La polaridad de las moléculas de agua es la responsable de la capacidad solvente del agua. Las moléculas polares de agua tienden a separar sustancias iónicas, como el cloruro de sodio (NaCl), en sus iones constituyentes. Las moléculas de agua se aglomeran alrededor de los iones con carga y los separan unos de otros.

Este diagrama muestra al cloruro de sodio (NaCl) disolviéndose en el agua a medida que las moléculas de ésta se aglomeran alrededor de los iones individuales sodio y cloruro separándolos unos de otros. Nótese la diferencia entre el modo en que las moléculas de agua están dispuestas alrededor de los iones sodio y la manera en que se disponen alrededor de los iones cloruro.



Dada la polaridad de sus moléculas, el agua puede servir como disolvente para sustancias iónicas y moléculas polares.

Muchas de las moléculas importantes en los sistemas vivos que presentan uniones covalentes, como los azúcares, tienen regiones de carga parcial positiva o negativa. Estas moléculas, por lo tanto, atraen moléculas de agua y también se disuelven en agua. Las moléculas polares que se disuelven rápidamente en agua son llamadas hidrofílicas ("que aman al agua''). Estas moléculas se disuelven fácilmente en agua porque sus regiones parcialmente cargadas atraen moléculas de agua tanto o más que lo que se atraen entre sí. Las moléculas polares de agua compiten de este modo con la atracción existente entre las moléculas de soluto.

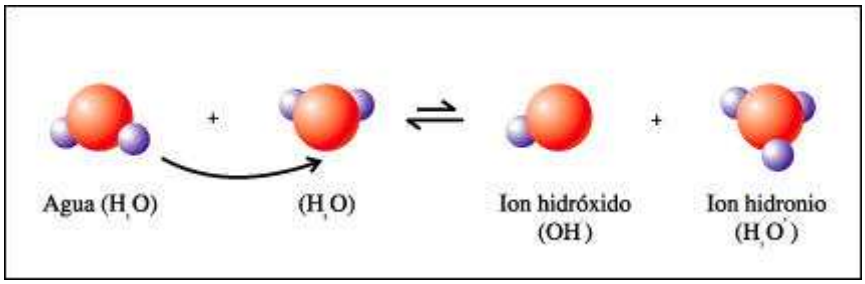
Moléculas tales como las grasas, que carecen de regiones polares, tienden a ser muy insolubles en el agua. Los puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua actúan como una fuerza que excluye a las moléculas no polares. Como resultado de esta exclusión, las moléculas no polares tienden a agruparse en el agua, al igual que las gotitas de grasa tienden a juntarse, por ejemplo, en la superficie del caldo de gallina. Dichas moléculas son llamadas hidrofóbicas ("que tienen aversión por el agua") y los agrupamientos se producen por interacciones hidrofóbicas.

Ionización del agua: ácidos y bases

En el agua líquida hay una leve tendencia a que un átomo de hidrógeno salte del átomo de oxígeno al que está unido covalentemente, al otro átomo de oxígeno al que se encuentra unido por un puente de hidrógeno. En esta reacción se producen dos iones: el ion hidronio (H_3O^+) y el ion hidróxido (OH^-). En cualquier volumen dado de agua pura se encuentra ionizado de esta forma un número pequeño, pero constante, de moléculas de agua. El número es constante porque la tendencia del agua a ionizarse se contrapesa con la tendencia de los iones a reunirse. Así, aunque algunas moléculas están ionizándose, un número igual de otras moléculas está formándose; este estado se conoce como equilibrio dinámico.

Cuando el agua se ioniza, un núcleo de hidrógeno (o sea, un protón) se desplaza del átomo de oxígeno al cual se encuentra unido covalentemente, al átomo de

oxígeno con el que establece un puente de hidrógeno. Los iones resultantes son el ion hidróxido cargado negativamente y el ion hidronio cargado positivamente. En este diagrama, las esferas grandes representan al oxígeno y las pequeñas al hidrógeno.



Ionización del agua

En el agua pura, el número de iones H+ iguala exactamente al número de iones OH- ya que ningún ion puede formarse sin el otro cuando solamente hay moléculas de H2O presentes. Sin embargo, cuando una sustancia iónica o una sustancia con moléculas polares se disuelve en el agua, pueden cambiar los números relativos de los iones H+ y OH-.

Por ejemplo, cuando el ácido clorhídrico (HCl) se disuelve en agua, se ioniza casi completamente en iones H+ y Cl-; como resultado de esto, una solución de HCl (ácido clorhídrico) contiene más iones H+ que OH-. De modo inverso, cuando el hidróxido de sodio (NaOH) se disuelve en agua, forma iones Na+ y OH-; así, en una solución de hidróxido de sodio en agua hay más iones OH- que H+.

Una solución es ácida cuando el número de iones H+ supera al número de iones OH-, de modo contrario, una solución es básica -o alcalina- cuando el número de iones OH- supera al número de iones H+. Así, un ácido es una sustancia que provoca un incremento en el número relativo de iones H+ en una solución, y una base es una sustancia que provoca un incremento en el número relativo de iones OH-.

Los ácidos y bases fuertes son sustancias, tales como el HCl y el NaOH, que se ionizan casi completamente en agua, dando como resultado incrementos relativamente grandes en las concentraciones de iones H+ y OH-, respectivamente. Los ácidos y bases débiles, por contraste, son aquellos que se ionizan sólo ligeramente, dando como resultado incrementos relativamente pequeños en la concentración de iones H+ u OH-.
Dada la fuerte tendencia de los iones H+ y OH- a combinarse y la débil tendencia del agua a ionizarse, la concentración de los iones OH- disminuirá siempre a medida que la concentración de los iones H+ se incremente (como, por ejemplo, cuando se añade HCl al agua), y viceversa. En otras palabras, si un ácido y una base de fuerzas comparables se añaden en cantidades equivalentes, la solución no tendrá un exceso ni de iones H+ ni de OH-.

Muchos de los ácidos importantes en los sistemas vivos deben sus propiedades ácidas a un grupo de átomos llamado grupo carboxilo, que incluye un átomo de carbono, dos átomos de oxígeno y un átomo de hidrógeno (simbolizado como -COOH). Cuando se disuelve en agua una sustancia que contiene un grupo carboxilo, algunos de los grupos -COOH se disocian y producen iones hidrógeno. Así, los compuestos que contienen grupos carboxilo son dadores de iones hidrógeno, o ácidos. Son ácidos débiles, sin embargo, porque el grupo -COOH se ioniza sólo levemente.

Entre las bases más importantes de los sistemas vivos se encuentran los compuestos que contienen al grupo amino (-NH2). Este grupo tiene una tendencia débil a aceptar iones hidrógeno, formando por lo tanto el grupo -NH3+. En tanto los iones hidrógeno son eliminados de la solución por el grupo amino, la concentración relativa de los iones H+ disminuye y la concentración relativa de los iones OH- aumenta. Grupos, tales como el -NH2, que son aceptores débiles de iones hidrógeno son, así, bases débiles.

Los químicos expresan el grado de acidez por medio de la escala de pH. El símbolo "pH" indica el logaritmo negativo de la concentración de iones hidrógeno en unidades de moles por litro. Los números cuyos logaritmos son de interés para nosotros son las concentraciones de iones hidrógeno en las soluciones, que se expresan en moles por litro.

La ionización que ocurre en un litro de agua pura da como resultado la formación, en el equilibrio, de 1/10.000.000 de mol de iones hidrógeno (y, como hemos notado previamente, exactamente la misma cantidad de iones hidróxido). En forma decimal, esta concentración de iones hidrógeno se escribe como 0,0000001 mol por litro o, en forma exponencial, como 10-7 mol por litro. El logaritmo es el exponente -7 y el logaritmo negativo es 7; con referencia a la escala de pH, se lo menciona simplemente como pH 7. A pH 7 las concentraciones de H+ y OH- libres son exactamente iguales dado que están en agua pura. Este es un estado neutro. Cualquier pH por debajo de 7 es ácido y cualquier pH por encima de 7 es básico. Cuanto menor sea el valor del pH, mayor será la concentración de iones hidrógeno. Dado que la escala de pH es logarítmica, una diferencia en una unidad de pH implica una diferencia de 10 veces en la concentración de iones hidrógeno. Por ejemplo, una solución de pH 3 tiene 1.000 veces más iones H+ que una solución de pH 6.

Una diferencia de una unidad de pH refleja una diferencia de 10 veces en la concentración de iones H+. Las bebidas cola, por ejemplo, son 10 veces más ácidas que el jugo de tomate. Los jugos gástricos son 100 veces más ácidos que las bebidas cola.

Casi toda la química de los seres vivos tiene lugar a pH entre 6 y 8. Como excepciones notables podemos mencionar los procesos químicos en el estómago de los humanos y otros animales, que tienen lugar a pH de aproximadamente 2. La sangre humana, por ejemplo, mantiene un pH casi constante de 7,4, a pesar del hecho de que es el vehículo de gran número y variedad de nutrientes y otros compuestos químicos que reparte entre las células, así como de la eliminación de desechos, muchos de los cuales son ácidos y bases.

El mantenimiento de un pH constante, un ejemplo de homeostasis, es importante porque el pH influye en gran medida en la velocidad de las reacciones químicas. Los organismos resisten cambios fuertes y repentinos en el pH de la sangre y otros fluidos corporales por medio de amortiguadores o buffers, que son combinaciones de formas dadoras de H+ y aceptoras de H+ de ácidos o bases débiles.

Los buffers mantienen el pH constante por su tendencia a combinarse con iones H+, eliminándolos así de la solución cuando la concentración de iones H+ comienza a elevarse y liberándolos cuando desciende. En los sistemas vivos funciona una gran variedad de buffers, siendo cada uno de ellos más efectivo al pH particular en el que las concentraciones del dador y del aceptor de H+ son iguales.



Capítulo 3. Moléculas orgánicas

En los organismos se encuentran cuatro tipos diferentes de moléculas orgánicas en gran cantidad: carbohidratos, lípidos, proteínas y nucleótidos.

Todas estas moléculas contienen carbono, hidrógeno y oxígeno. Además, las proteínas contienen nitrógeno y azufre, y los nucleótidos, así como algunos lípidos, contienen nitrógeno y fósforo.

Se ha dicho que es suficiente reconocer cerca de 30 moléculas para tener un conocimiento que permita trabajar con la bioquímica de las células.

Dos de esas moléculas son los azúcares glucosa y ribosa; otra, un lípido; otras veinte, los aminoácidos biológicamente importantes; y cinco las bases nitrogenadas, moléculas que contienen nitrógeno y son constituyentes claves de los nucleótidos.

En esencia, la química de los organismos vivos es la química de los compuestos que contienen carbono o sea, los compuestos orgánicos.

El carbono es singularmente adecuado para este papel central, por el hecho de que es el átomo más liviano capaz de formar múltiples enlaces covalentes. A raíz de esta capacidad, el carbono puede combinarse con otros átomos de carbono y con átomos distintos para formar una gran variedad de cadenas fuertes y estables y de compuestos con forma de anillo. Las moléculas orgánicas derivan sus configuraciones tridimensionales primordialmente de sus esqueletos de carbono. Sin embargo, muchas de sus propiedades específicas dependen de grupos funcionales. Una característica general de todos los compuestos orgánicos es que liberan energía cuando se oxidan. Entre los tipos principales de moléculas orgánicas importantes en los sistemas vivos están los carbohidratos, los lípidos, las proteínas y los nucleótidos.

Los carbohidratos son la fuente primaria de energía química para los sistemas vivos. Los más simples son los monosacáridos ("azúcares simples").

Los monosacáridos pueden combinarse para formar disacáridos ("dos azúcares") y polisacáridos (cadenas de muchos monosacáridos).

Los lípidos son moléculas hidrofóbicas que, como los carbohidratos, almacenan energía y son importantes componentes estructurales. Incluyen las grasas y los aceites, los fosfolípidos, los glucolípidos, las ceras, y el colesterol y otros esteroides.

Las proteínas son moléculas muy grandes compuestas de cadenas largas de aminoácidos, conocidas como cadenas polipeptídicas. A partir de sólo veinte aminoácidos diferentes usados para hacer proteínas se puede sintetizar una

inmensa variedad de diferentes tipos de moléculas proteínicas, cada una de las cuales cumple una función altamente específica en los sistemas vivos.

Los nucleótidos son moléculas complejas formadas por un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos y una base nitrogenada. Son los bloques estructurales de los ácidos desoxirribonucleico (DNA) y ribonucleico (RNA), que transmiten y traducen la información genética. Los nucleótidos también desempeñan papeles centrales en los intercambios de energía que acompañan a las reacciones químicas dentro de los sistemas vivos. El principal portador de energía en la mayoría de las reacciones químicas que ocurren dentro de las células es un nucleótido que lleva tres fosfatos, el ATP.

El papel central del carbono

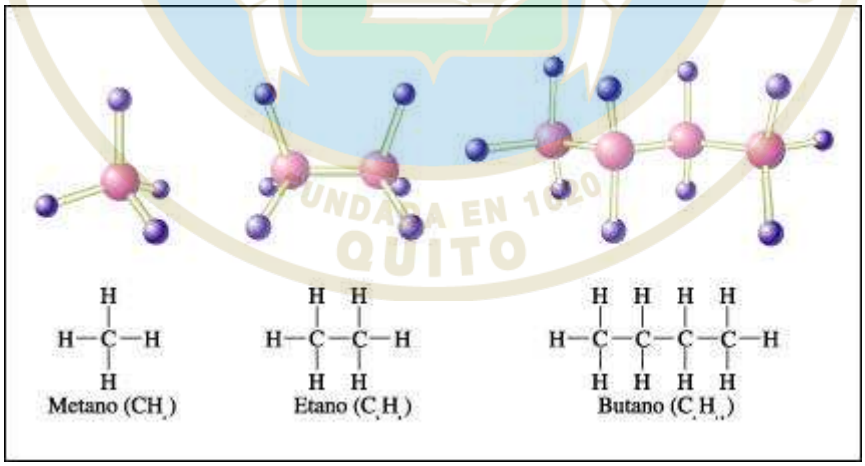
Un átomo de carbono puede formar cuatro enlaces covalentes con cuatro átomos diferentes como máximo.

En términos del papel biológico del carbono, es de gran importancia que sus átomos pueden formar enlaces entre sí y así, formar cadenas largas.

En general, una molécula orgánica deriva su configuración final de la disposición de sus átomos de carbono, que constituyen el esqueleto o columna de la molécula. La configuración de la molécula, a su vez, determina muchas de sus propiedades y su función dentro de los sistemas vivos.

En los siguientes modelos, las esferas lilas representan a los átomos de carbono y las esferas azules, más pequeñas, representan a los átomos de hidrógeno.

Las varillas de los modelos -y las líneas en las fórmulas estructurales- representan enlaces covalentes, cada uno de los cuales está formado por un par de electrones. Nótese que cada átomo de carbono forma cuatro enlaces covalentes.



Modelos de esferas y varillas y fórmulas estructurales del metano, etano y butano.

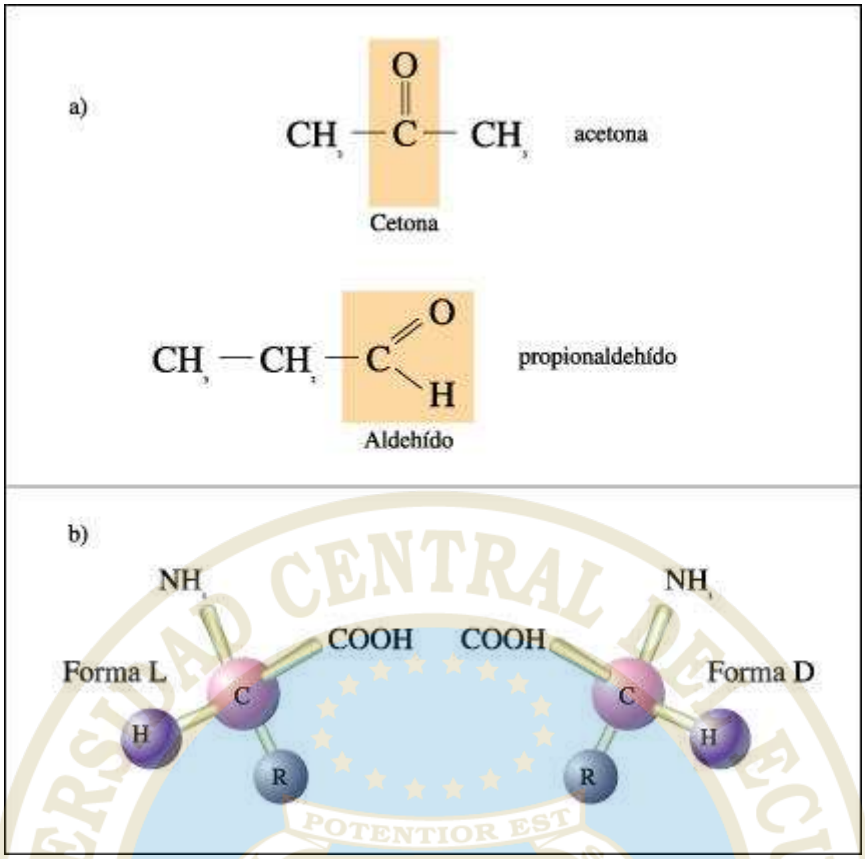
Las propiedades químicas específicas de una molécula orgánica derivan principalmente de los grupos de átomos conocidos como grupos funcionales. Estos grupos están unidos al esqueleto de carbono, reemplazando a uno o más de los hidrógenos que estarían presentes en un hidrocarburo.

Algunos grupos funcionales biológicamente importantes

Grupo	Nombre	Importancia biológica
– OH	Hidroxilo	Polar, y por esta razón soluble en agua; forma puentes de hidrógeno
– C(=O)–OH	Carboxilo	Ácido débil (dador de hidrógeno); cuando pierde un ion hidrógeno adquiere carga ne – C(=O)–O⁻ + H⁺
– N(–H)–H	Amino	Base débil (aceptor de hidrógeno); cuando acepta un ion hidrógeno adquiere carga p – N⁺(H)(H)–H
H–C(=O)–	Aldehído	Polar, y por esta razón soluble en agua; caracteriza a algunos azúcares
– C(=O)–	Cetona (o carbonilo)	Polar, y por esta razón soluble en agua; caracteriza a otros azúcares
– C(H)(H)–H	Metilo	Hidrofóbico (insoluble en agua)
– P(=O)(–OH)–OH	Fosfato	Ácido (dador de hidrógeno); en solución presenta habitualmente carga negativa: – P(=O)(–O⁻)–O⁻ + 2H⁺

Ciertos compuestos tiene la misma fórmula química pero sus átomos se disponen de manera diferente. Estos compuestos se denominan isómeros. Existen distintos tipos de isómeros, entre ellos, los isómeros estructurales y los isómeros ópticos o enantiómeros.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST SAPIENTIUM
FUNDADA EN 1620
QUITO



Dos tipos de isómeros.

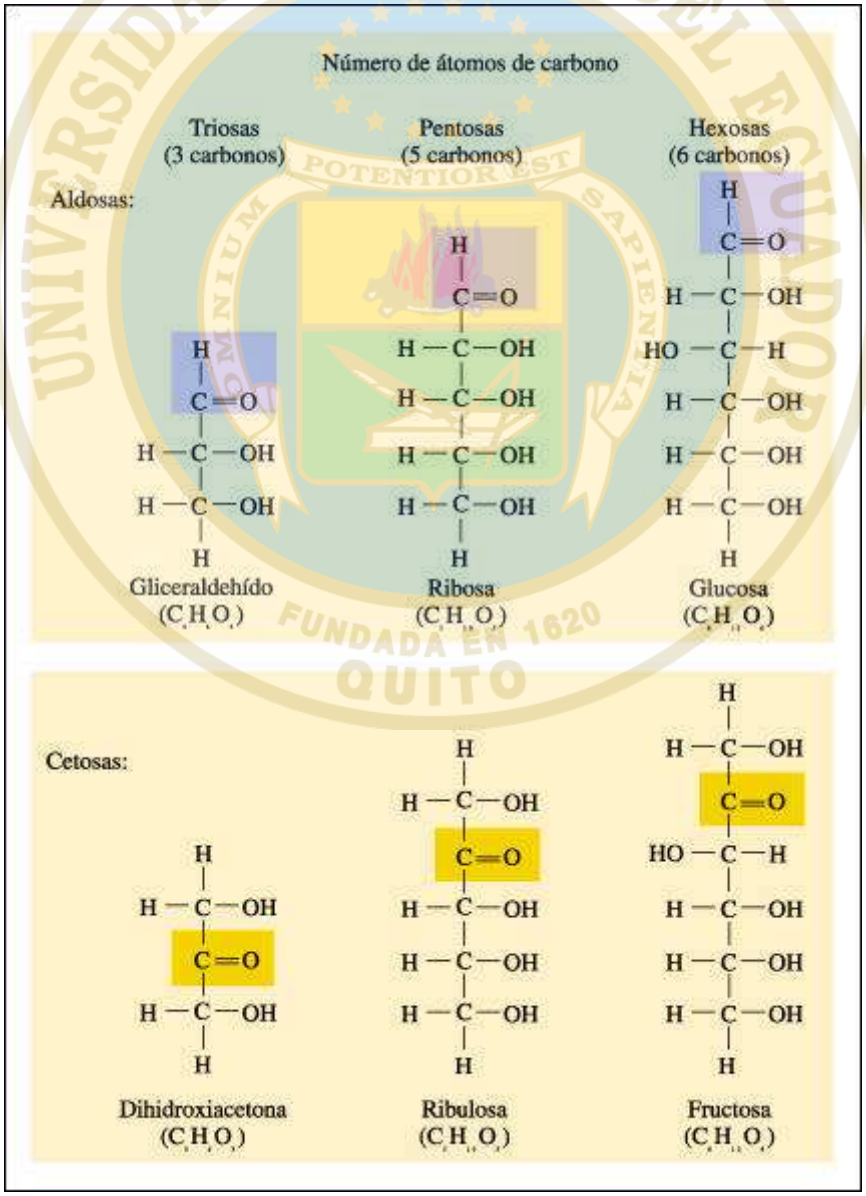
a. Isómeros estructurales: moléculas que presentan la misma cantidad y tipo de átomos, pero dispuestos de manera diferente.
b. Los isómeros ópticos son uno la imagen especular del otro y no se pueden superponer.

Los enlaces covalentes -que se encuentran comúnmente en las moléculas orgánicas- son enlaces fuertes y estables de diferentes fuerzas características que dependen de las configuraciones de los orbitales. Las fuerzas de enlace se expresan convencionalmente en función de la energía, en kilocalorías por mol, que debe suministrarse para romper el enlace en condiciones estándar de temperatura y presión.

Cuando se rompe un enlace covalente, se liberan los átomos que conforman las moléculas (o en algunos casos los grupos de átomos). Cada átomo habitualmente lleva consigo sus propios electrones, lo que da como resultado átomos cuyos niveles de energía exteriores están sólo parcialmente llenos con electrones. Así, los átomos tienden a formar nuevos enlaces covalentes muy rápidamente, restableciendo la condición estable caracterizada por estar completos los niveles de energía exteriores. Los nuevos enlaces que se forman pueden ser idénticos a los que se habían roto o diferentes, y esto depende de varios factores: la temperatura, la presión y, lo más importante, de cuáles otros átomos están disponibles en la vecindad inmediata. Las reacciones químicas en las cuales se forman combinaciones nuevas siempre implican un cambio en las configuraciones de los electrones y, por lo tanto, en las fuerzas de enlace. Dependiendo de las fuerzas relativas de los enlaces rotos y de los formados en el curso de una reacción química, el sistema o bien liberará energía o la obtendrá del medio circundante.

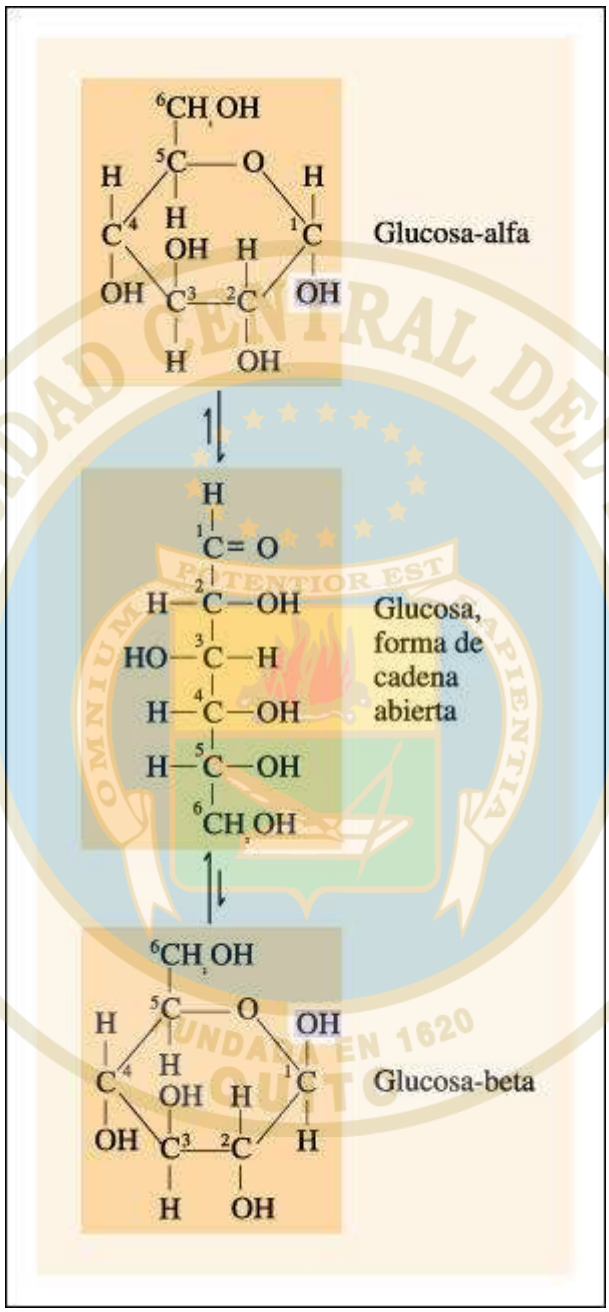
De modo similar ocurren cambios en la energía en las reacciones químicas que tienen lugar en los organismos. Sin embargo, los sistemas vivos han desarrollado "estrategias" para minimizar no sólo la energía requerida para iniciar una reacción, sino también la proporción de energía liberada como calor. Estas estrategias implican, entre otros factores, moléculas proteínicas especializadas, conocidas como enzimas, que son participantes esenciales de las reacciones químicas de los sistemas vivos.

Los carbohidratos son las moléculas fundamentales de almacenamiento de energía en la mayoría de los seres vivos y forman parte de diversas estructuras de las células vivas. Los carbohidratos -o glúcidos- pueden ser moléculas pequeñas, (azúcares), o moléculas más grandes y complejas. Hay tres tipos principales de carbohidratos, clasificados de acuerdo con el número de moléculas de azúcar que contienen. Los monosacáridos como la ribosa, la glucosa y la fructosa, contienen sólo una molécula de azúcar. Los disacáridos consisten en dos moléculas de azúcar simples unidas covalentemente. Ejemplos familiares son la sacarosa (azúcar de caña), la maltosa (azúcar de malta) y la lactosa (azúcar de la leche). Los polisacáridos como la celulosa y el almidón, contienen muchas moléculas de azúcar simples unidas entre sí.



Dos modos diferentes de clasificar a los monosacáridos según el número de átomos de carbono y según los grupos funcionales, indicados aquí en color.

El gliceraldehído, la ribosa y la glucosa contienen, además de los grupos hidroxilo, un grupo aldehído, que se indica en violeta; se llaman azúcares de aldosa (aldosas). La dihidroxiacetona, la ribulosa y la fructosa contienen un grupo cetona, indicado en pardo, y se llaman azúcares de cetosa (cetosas).



En solución acuosa, la glucosa, azúcar de seis carbonos, existe en dos estructuras en anillo diferentes -alfa y beta- que están en equilibrio.

La molécula pasa por la forma de cadena abierta en su transición de una forma estructural a la otra. La única diferencia en los dos anillos es la posición del grupo hidroxilo unido al átomo de carbono 1; en la forma alfa, está por debajo del plano del anillo y en la forma beta, por encima de éste.

En general, las moléculas grandes, como los polisacáridos, que están constituidas de subunidades idénticas o similares, se conocen como polímeros ("muchas partes") y las subunidades son llamadas monómeros ("una sola parte").

Los disacáridos y polisacáridos se forman por reacciones de condensación, en las que las unidades de monosacárido se unen covalentemente con la eliminación de una molécula de agua. Pueden ser escindidas nuevamente por hidrólisis, con la incorporación de una molécula de agua.

Los lípidos

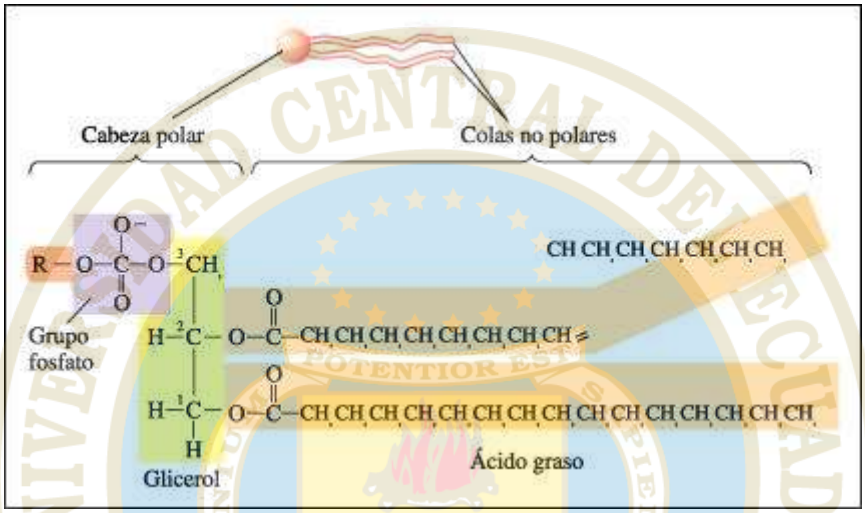
Los lípidos son un grupo general de sustancia orgánicas insolubles en solventes polares como el agua, pero que se disuelven fácilmente en solventes orgánicos no polares, tales como el cloroformo, el éter y el benceno. Típicamente, son moléculas de almacenamiento de energía, usualmente en forma de grasa o aceite, y cumplen funciones estructurales, como en el caso de los fosfolípidos, glucolípidos y ceras. Algunos lípidos, sin embargo, desempeñan papeles principales como "mensajeros" químicos, tanto dentro de las células como entre ellas.

A diferencia de muchas plantas, como la de la papa, los animales sólo tienen una capacidad limitada para almacenar carbohidratos. En los vertebrados, cuando los azúcares que se ingieren sobrepasan las posibilidades de utilización o de transformación en glucógeno, se convierten en grasas. De modo inverso, cuando los requisitos energéticos del cuerpo no son satisfechos por la ingestión inmediata de comida, el glucógeno y posteriormente la grasa son degradados para llenar estos requerimientos. El hecho de que el cuerpo consuma o no sus propias moléculas de almacenamiento no guarda ninguna relación con la forma molecular en que la energía ingresa en él. La cuestión estriba simplemente en la cantidad de calorías que se libera cuando se degradan estas moléculas.

Una molécula de grasa está formada por tres ácidos grasos unidos a una molécula de glicerol (de aquí el término "triglicérido"). Las largas cadenas hidrocarbonadas que componen los ácidos grasos terminan en grupos carboxilo (-COOH), que se unen covalentemente a la molécula de glicerol. Las propiedades físicas de una grasa, como por ejemplo su punto de fusión, están determinadas por las longitudes de sus cadenas de ácidos grasos y dependen también de si las cadenas son saturadas o no saturadas. Los ácidos grasos pueden estar saturados, es decir, no presentar enlaces dobles. También pueden estar insaturados, es decir, tener átomos de carbono unidos por enlaces dobles. Las cadenas rectas de los ácidos grasos saturados permiten el empaquetamiento de las moléculas, produciendo un sólido como la manteca o el cebo. En los grasos insaturados, los dobles enlaces provocan que las cadenas se doblen; esto tiende a separar las moléculas, produciendo un líquido como el aceite de oliva o de girasol.
Algunas plantas también almacenan energía en forma de aceites, especialmente en las semillas y en los frutos. Las grasas y los aceites contienen una mayor proporción de enlaces carbono-hidrógeno ricos en energía que los carbohidratos y, en consecuencia, contienen más energía química. En promedio, las grasas producen aproximadamente 9,3 kilocalorías por gramo, en comparación con las 3,79 kilocalorías por gramo de carbohidrato, o las 3,12 kilocalorías por gramo de proteína. También, dado que las grasas son no polares, no atraen moléculas de agua y, así, no están "embebidas" en éstas, como ocurre en el caso de glucógeno. Teniendo en cuenta el factor hídrico, las grasas almacenan seis veces más energía gramo por gramo que el glucógeno, y éste es indudablemente el motivo por el cual, en el curso de la evolución, llegaron a desempeñar un papel fundamental en el almacenamiento de energía.

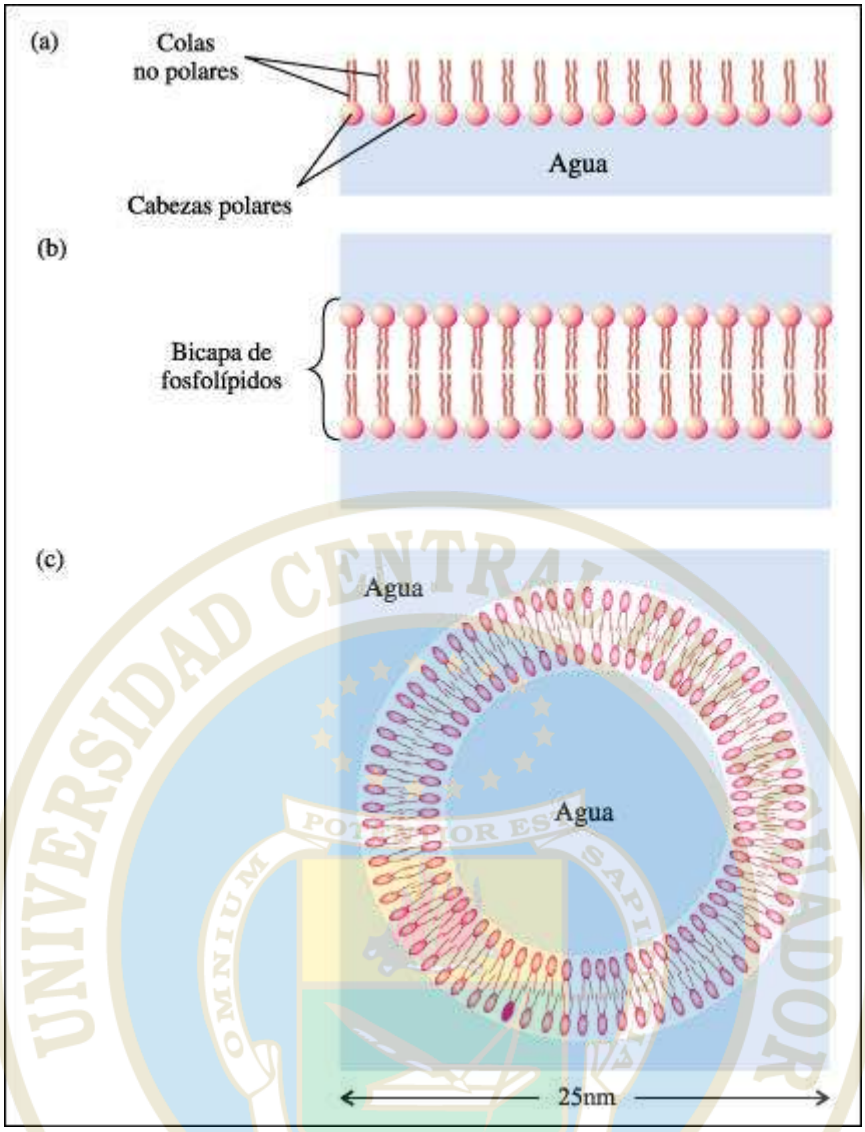
Grandes masas de tejido graso rodean a algunos órganos como, por ejemplo, a los riñones de los mamíferos, y sirven para protegerlos de una conmoción física. Por razones que no se comprenden, estos depósitos de grasa permanecen intactos, aun en épocas de inanición. Otra característica de los mamíferos es una capa de grasa que se encuentra debajo de la piel y que sirve como aislante térmico. Esta capa está particularmente bien desarrollada en los mamíferos marinos.

Los lípidos, especialmente los fosfolípidos y los glucolípidos, también desempeñan papeles estructurales extremadamente importantes. Al igual que las grasas, tanto los fosfolípidos como los glucolípidos están compuestos de cadenas de ácidos grasos unidas a un esqueleto de glicerol. En los fosfolípidos, no obstante, el tercer carbono de la molécula de glicerol no está ocupado por un ácido graso, sino por un grupo fosfato, al que está unido habitualmente otro grupo polar.



La molécula de fosfolípido.

La molécula de fosfolípido está formada por dos ácidos grasos unidos a una molécula de glicerol, como en las grasas, y por un grupo fosfato (indicado en color lila) unido al tercer carbono del glicerol. También contiene habitualmente un grupo químico adicional, indicado con la letra R. Las "colas" de ácido graso son no polares y por lo tanto, hidrofóbicas; la "cabeza" polar que contiene a los grupos fosfato y R es soluble, hidrofílica).
Los grupos fosfato están cargados negativamente. Como resultado, el extremo fosfato de la molécula es hidrofílico, mientras que las porciones de ácido graso son hidrofóbicas.



Ordenamiento de los fosfolípidos en relación con el agua.

a. Dado que los fosfolípidos tienen cabezas solubles en agua y colas insolubles en ella, tienden a formar una película delgada en una superficie acuosa, con sus colas extendidas por encima del agua.
b. Rodeados de agua, se distribuyen espontáneamente en dos capas, con sus cabezas hidrofílicas (amantes del agua) extendidas hacia afuera y sus colas hidrofóbicas (con aversión al agua) hacia adentro. Esta disposición, la bicapa lipídica, constituye la base estructural de las membranas celulares.
c. Al formar una bicapa, los componentes hidrofóbicos de los fosfolípidos quedan "protegidos" del agua, excepto en los bordes, en donde quedan expuestos. Esta ordenación da una cierta inestabilidad a esa membrana, haciendo que ésta se pliegue sobre sí misma y forme vesículas.

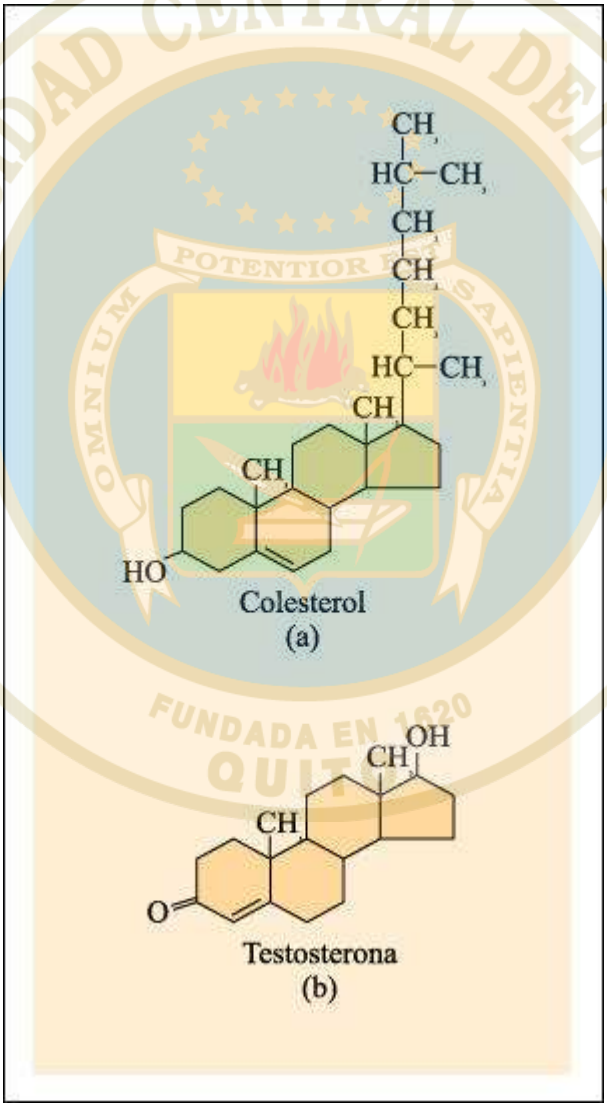
Esta disposición de las moléculas de fosfolípido, con sus cabezas hidrofílicas expuestas y sus colas hidrofóbicas agrupadas, forman la base estructural de las membranas celulares.

En los glucolípidos ("lípidos con azúcar"), el tercer carbono de la molécula de glicerol no está ocupado por un grupo fosfato, sino por una cadena de carbohidrato corta. Dependiendo del glucolípido particular, esta cadena puede contener, en

cualquier lugar, entre uno y quince monómeros de monosacárido. Al igual que la cabeza de fosfato de un fosfolípido, la cabeza de carbohidrato de un glucolípido es hidrofílica, y las colas de ácidos grasos son, por supuesto, hidrofóbicas. En solución acuosa, los glucolípidos se comportan del mismo modo que los fosfolípidos. También son componentes importantes de las membranas celulares en las que cumplen funciones de reconocimiento celular.

Las ceras también son una forma de lípido. Son producidas, por ejemplo, por las abejas para construir sus panales. También forman cubiertas protectoras, lubricantes e impermeabilizantes sobre la piel, el pelaje y las plumas y sobre los exoesqueletos de algunos animales. En las plantas terrestres se encuentran sobre las hojas y frutos. Las ceras protegen las superficies donde se depositan de la pérdida de agua y aíslan del frío a los tejidos internos.

El colesterol pertenece a un grupo importante de compuestos conocidos como esteroides.



Dos ejemplos de esteroides.

a. La molécula de colesterol está formada por cuatro anillos de carbono y una cadena hidrocarbonada.
b. La testosterona, hormona sexual masculina, sintetizada a partir del colesterol por

células de los testículos, también tiene la estructura característica de cuatro anillos, pero carece de la cola hidrocarbonada.

Aunque los esteroides no se asemejan estructuralmente a los otros lípidos, se los agrupa con ellos porque son insolubles en agua. Al igual que el colesterol, todos los esteroides tienen cuatro anillos de carbono unidos y varios de ellos tienen una cola. Además, muchos poseen el grupo funcional -OH, que los identifica como alcoholes.

El colesterol se encuentra en las membranas celulares (excepto en las células bacterianas); aproximadamente el 25% (en peso seco) de la membrana de un glóbulo rojo es colesterol. Su presencia da rigidez a las membranas y evita su congelamiento a muy bajas temperaturas. También es un componente principal de la vaina de mielina, la membrana lipídica que envuelve a las fibras nerviosas de conducción rápida, acelerando el impulso nervioso. El colesterol es sintetizado en el hígado a partir de ácidos grasos saturados y también se obtiene en la dieta, principalmente en la carne, el queso y las yemas de huevo. Las altas concentraciones de colesterol en la sangre están asociadas con la aterosclerosis, enfermedad en la cual el colesterol se encuentra en depósitos grasos en el interior de los vasos sanguíneos afectados

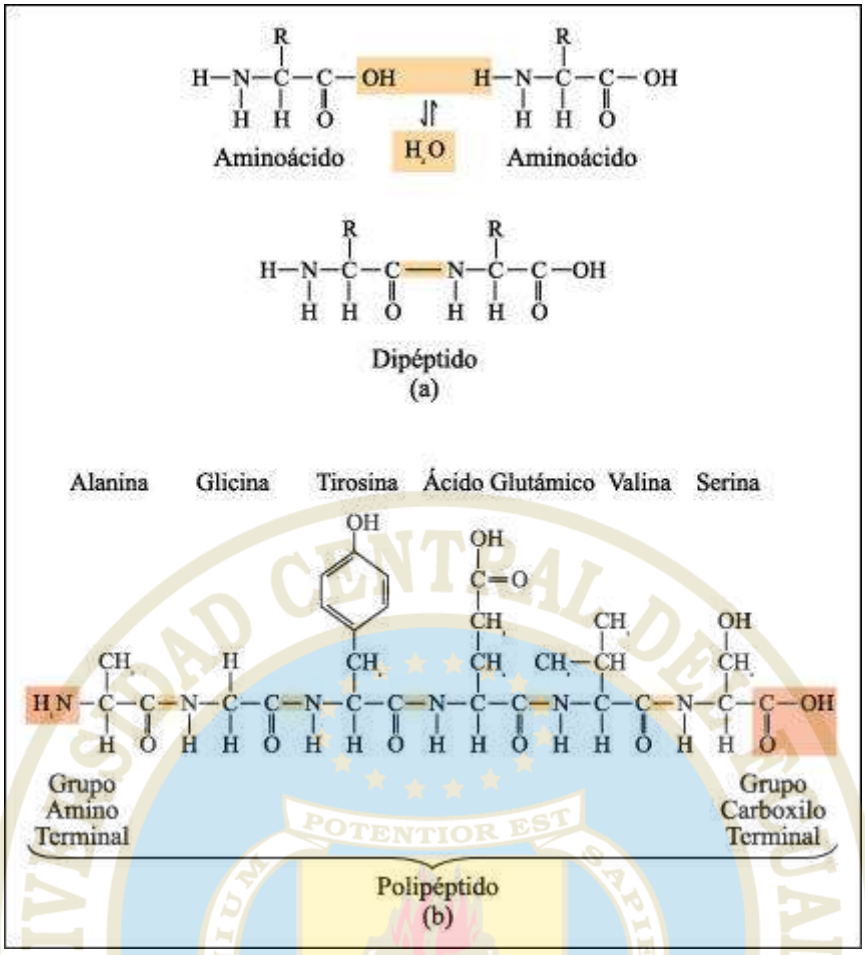
Las hormonas sexuales y las hormonas de la corteza adrenal (la porción más externa de las glándulas suprarrenales, que se encuentran por encima de los riñones) también son esteroides. Estas hormonas se forman a partir del colesterol en los ovarios, testículos, corteza suprarrenal y otras glándulas que las producen. Las prostaglandinas representan un grupo de lípidos, derivados de los ácidos grasos, y tienen acciones hormonales.

Aminoácidos y proteínas

Los veinte aminoácidos diferentes que forman parte de las proteínas varían de acuerdo con las propiedades de sus grupos laterales (R).
Cada aminoácido contiene un grupo amino (-NH2) y un grupo carboxilo (-COOH) unidos a un átomo de carbono central. Un átomo de hidrógeno y el grupo lateral están también unidos al mismo átomo de carbono. Esta estructura básica es idéntica en todos los aminoácidos.
Los grupos laterales pueden ser no polares (sin diferencia de carga entre distintas zonas del grupo), polares pero con cargas balanceadas de modo tal que el grupo lateral en conjunto es neutro, o cargados, negativa o positivamente.

Los grupos laterales no polares no son solubles en agua, mientras que los grupos laterales polares y cargados son solubles en agua. A partir de estos relativamente pocos aminoácidos, se puede sintetizar una inmensa variedad de diferentes tipos proteínas, cada una de las cuales cumple una función altamente específica en los sistemas vivos.

Los aminoácidos se unen entre sí por medio de enlaces peptídicos.



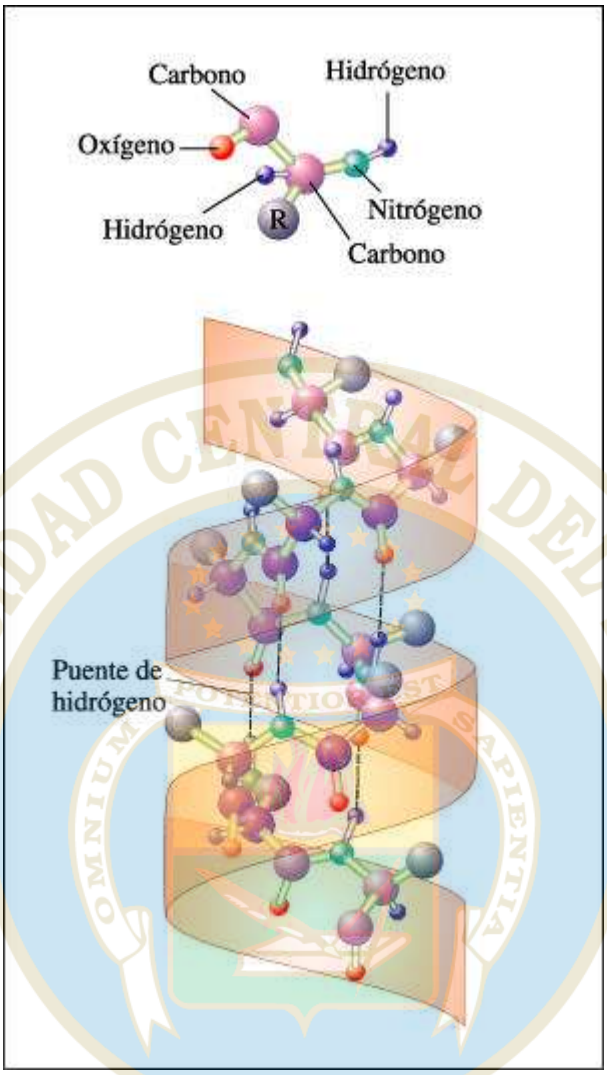
a) Un enlace peptídico es un enlace covalente formado por condensación. b) Los polipéptidos son polímeros de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos, en los que el grupo amino de un ácido se une al grupo carboxilo de su vecino. La cadena polipeptídica que se muestra contiene solamente seis aminoácidos, pero algunas cadenas pueden contener hasta 1.000 monómeros de aminoácidos.

La secuencia de aminoácidos se conoce como estructura primaria de la proteína y de acuerdo con esa secuencia, la molécula puede adoptar una entre varias formas. Los puentes de hidrógeno entre los grupos C=O y NH tienden a plegar la cadena en una estructura secundaria repetida, tal como la hélice alfa o la hoja plegada beta. Las interacciones entre los grupos R de los aminoácidos pueden dar como resultado un plegamiento ulterior en una estructura terciaria, que a menudo es de forma globular e intrincada. Dos o más polipéptidos pueden actuar recíprocamente para formar una estructura cuaternaria.

En las proteínas fibrosas, las moléculas largas entran en interacción con otras largas cadenas de polipéptidos, similares o idénticas, para formar cables o láminas. El colágeno y la queratina son proteínas fibrosas que desempeñan diversos papeles estructurales. Las proteínas globulares también pueden cumplir propósitos estructurales. Los microtúbulos, que son componentes celulares importantes, están compuestos por unidades repetidas de proteínas globulares, asociadas helicoidalmente en un tubo hueco. Otras proteínas globulares tienen funciones de regulación, de transporte y de protección.

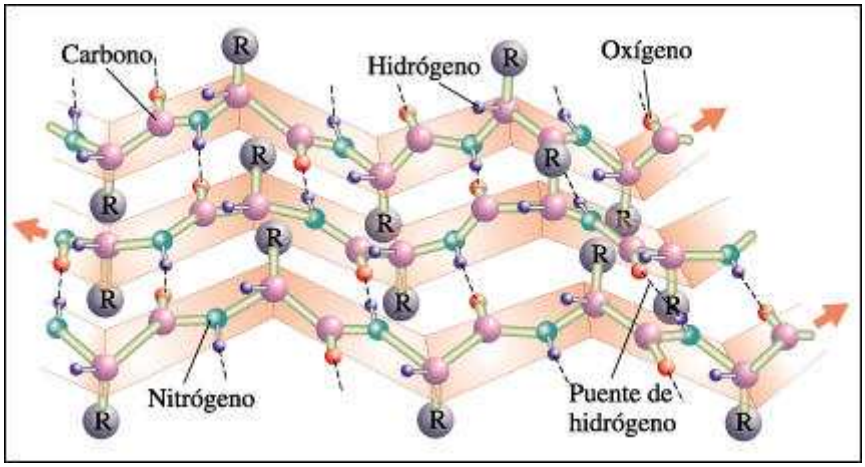
Dada la variedad de aminoácidos, las proteínas pueden tener un alto grado de especificidad. Un ejemplo es la hemoglobina, la molécula transportadora de oxígeno de la sangre, compuesta de cuatro cadenas polipeptídicas (dos pares de cadenas), cada una unida a un grupo que contiene hierro (hemo). La sustitución de un

determinado aminoácido por otro en uno de los pares de cadenas altera la superficie de la molécula, produciendo una enfermedad grave, en ocasiones fatal, conocida como anemia falciforme.



Estructuras secundarias de las proteínas: la hélice alfa.

La hélice alfa: esta hélice mantiene su forma por la presencia de los puentes de hidrógeno, indicados por las líneas de puntos. En este caso, los puentes de hidrógeno se forman entre los átomos de oxígeno del grupo carbonilo de un aminoácido y el átomo de hidrógeno del grupo amino de otro aminoácido situado a cuatro aminoácidos de distancia en la cadena. Los grupos R, que no se muestran en este diagrama, están unidos a los carbonos indicados por las esferas violetas. Los grupos R se extienden hacia afuera desde la hélice.



Estructuras secundarias de las proteínas: la hoja plegada beta.

La hoja plegada beta, en la que los pliegues se forman por la existencia de puentes de hidrógeno entre distintos átomos del esqueleto del polipéptido; los grupos R, unidos a los carbonos, se extienden por encima y por debajo de los pliegues de la hoja.

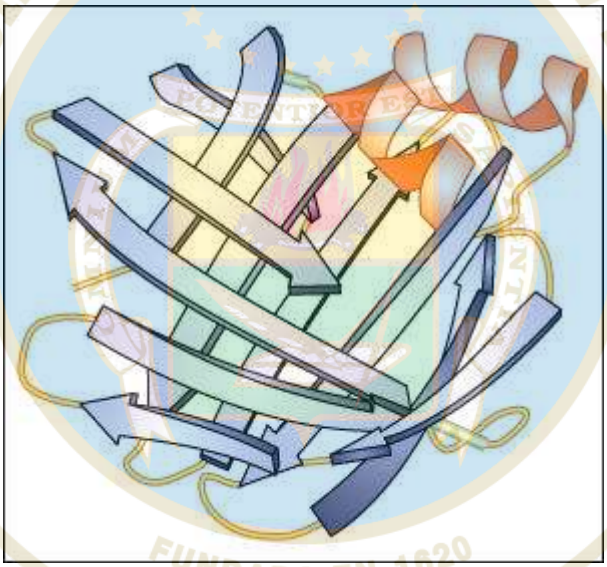
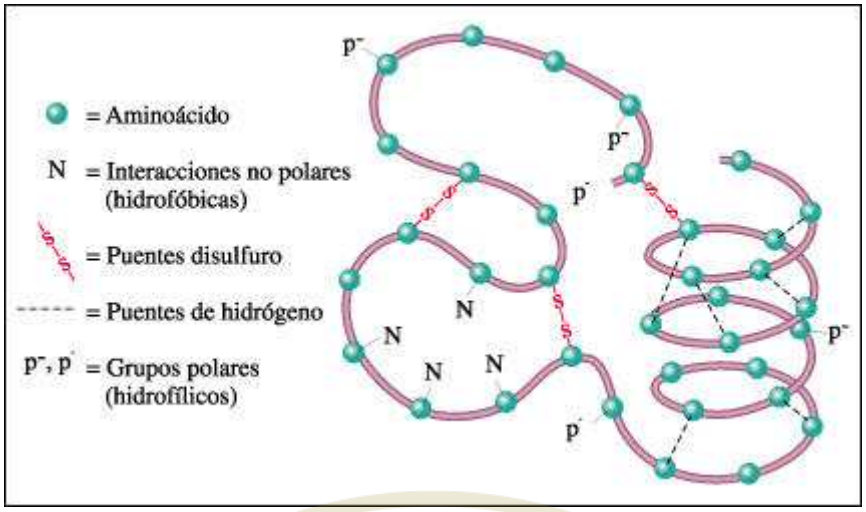


Diagrama de una proteína (enzima) cuya estructura secundaria incluye hoja beta plegadas (azul) y alfa hélices (roja).



a) Tipos de enlaces que estabilizan la estructura terciaria de una molécula de proteína. Estos mismos tipos de enlace también estabilizan la estructura de las moléculas de proteínas formadas por más de una cadena polipeptídica.

Nucleótidos y ácidos nucleicos

La información que dicta las estructuras de la enorme variedad de moléculas de proteínas que se encuentran en los organismos está codificada en moléculas conocidas como ácidos nucleicos.

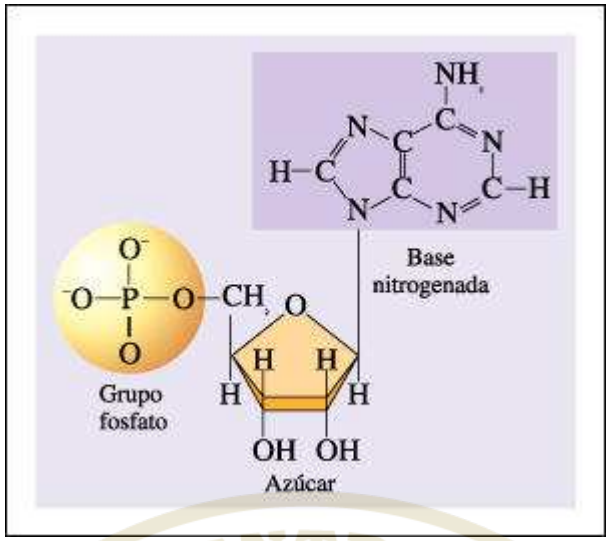
La información contenida en los ácidos nucleicos es transcripta y luego traducida a las proteínas. Son las proteínas las moléculas que finalmente ejecutarán las "instrucciones" codificadas en los ácidos nucleicos.

Así como las proteínas están formadas por cadenas largas de aminoácidos, los ácidos nucleicos están formados por cadenas largas de nucleótidos.

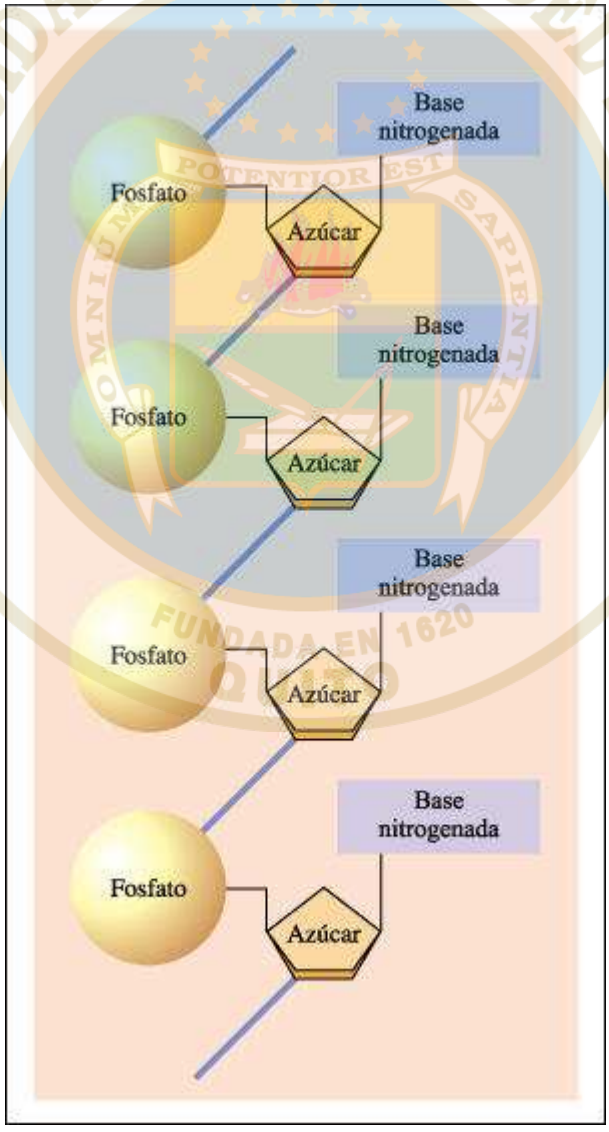
Un nucleótido, sin embargo, es una molécula más compleja que un aminoácido. Está formado por tres subunidades: un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos y una base nitrogenada; esta última tiene las propiedades de una base y, además, contiene nitrógeno.

La subunidad de azúcar de un nucleótido puede ser ribosa o bien desoxirribosa. Como puede verse, la diferencia estructural entre estos dos azúcares es leve.

En la ribosa, el carbono 2 lleva un átomo de hidrógeno por encima del plano del anillo y un grupo hidroxilo por debajo del plano; en la desoxirribosa, el grupo hidroxilo del carbono 2 está reemplazado por un átomo de hidrógeno.



Un nucleótido está constituido por tres subunidades diferentes: un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos y una base nitrogenada.

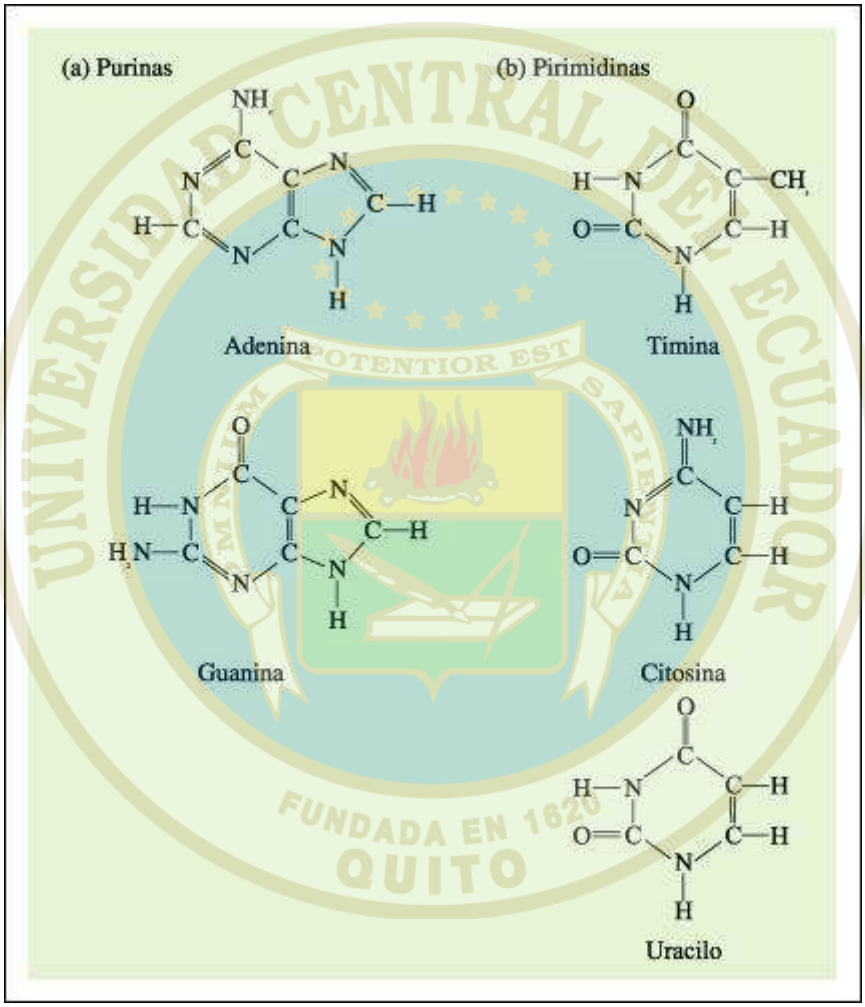


Estructura de un nucleótido.

Los nucleótidos pueden unirse en cadenas largas por reacciones de condensación que involucran a los grupos hidroxilo de las subunidades de fosfato y de azúcar. En la figura se muestra una molécula de RNA que, como se observa, está formada por una sola cadena de nucleótidos. Las moléculas de DNA, en cambio, constan de dos cadenas de nucleótidos enrrolladas sobre sí mismas, formando una doble hélice.

La ribosa es el azúcar en los nucleótidos que forman ácido ribonucleico (RNA) y la desoxirribosa es el azúcar en los nucleótidos que forman ácido desoxirribonucleico (DNA). Hay cinco bases nitrogenadas diferentes en los nucleótidos, que son los sillares de construcción de los ácidos nucleicos.

Dos de ellas, la adenina y la guanina, se conocen como purinas. Las otras tres, citosina, timina y uracilo se conocen como pirimidinas.



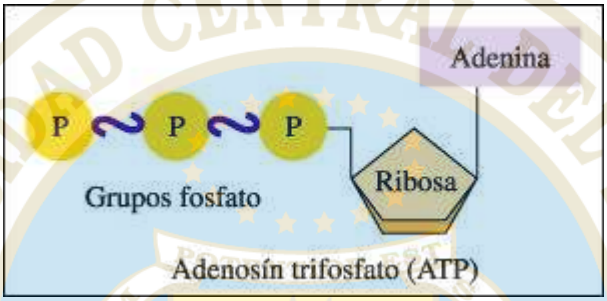
Las cinco bases nitrogenadas de los nucleótidos que constituyen los ácidos nucleicos. a) La adenina y la guanina aparecen tanto en el DNA como en el RNA, al igual que la citosina. b) La timina, también una pirimidina, se encuentra en el DNA, pero no en el RNA y el uracilo, una tercera pirimidina, se encuentra en el RNA, pero no en el DNA

La adenina, la guanina y la citosina se encuentran tanto en el DNA como en el RNA, mientras que la timina se encuentra sólo en el DNA y el uracilo sólo en el RNA. Aunque sus componentes químicos son muy semejantes, el DNA y el RNA desempeñan papeles biológicos muy diferentes. El DNA es el constituyente primario de los cromosomas de las células y es el portador del mensaje genético. La función del RNA es transcribir el mensaje genético presente en el DNA y traducirlo a proteínas. El descubrimiento de la estructura y función de estas moléculas es hasta

ahora, indudablemente, el mayor triunfo del enfoque molecular en el estudio de la biología.

Los nucleótidos, además de su papel en la formación de los ácidos nucleicos, tienen una función independiente y vital para la vida celular. Cuando un nucleótido se modifica por la unión de dos grupos fosfato, se convierte en un transportador de energía, necesario para que se produzcan numerosas reacciones químicas celulares. La energía contenida en los glúcidos de reserva como el almidón y el glucógeno, y en los lípidos, viene a ser como el dinero depositado a plazo fijo; no es asequible fácilmente. La energía de la glucosa es como el dinero en una cuenta corriente, accesible, pero no tanto como para realizar todas las operaciones cotidianas. La energía en los nucleótidos modificados, en cambio, es como el dinero de bolsillo, disponible en cantidades convenientes y aceptado en forma generalizada.

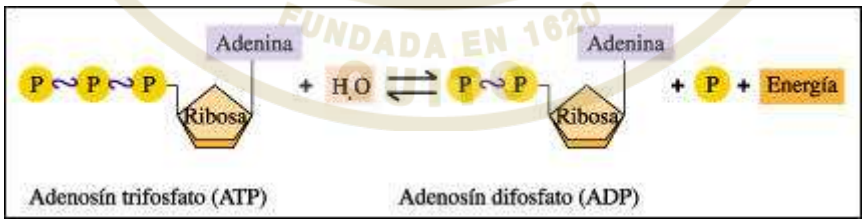
El principal portador de energía, en casi todos los procesos biológicos, es una molécula llamada adenosín trifosfato o ATP.



Esquema de una molécula de ATP (adenosín trifosfato).

La única diferencia entre el ATP y el AMP (adenosín monofosfato) es la unión de dos grupos fosfato adicionales. Aunque esta diferencia en la fórmula puede parecer pequeña, es la clave del funcionamiento del ATP en los seres vivos.

Los enlaces que unen los tres grupos fosfato son relativamente débiles, y pueden romperse con cierta facilidad por hidrólisis. Los productos de la reacción más común son el ADP -adenosín di fosfato- un grupo fosfato y energía. Esta energía al desprenderse, puede ser utilizada para producir otras reacciones químicas.



La hidrólisis del ATP.

Con la adición de una molécula de agua al ATP, un grupo fosfato se separa de la molécula. Los productos de la reacción son el ADP, un grupo fosfato libre y energía. Alrededor de unas 7 Kcalorías de energía se liberan por cada mol de ATP hidrolizado. La reacción puede ocurrir en sentido contrario si se aportan las 7 Kcalorías por mol necesarias.



Capítulo 3. Moléculas orgánicas

En los organismos se encuentran cuatro tipos diferentes de moléculas orgánicas en gran cantidad: carbohidratos, lípidos, proteínas y nucleótidos.

Todas estas moléculas contienen carbono, hidrógeno y oxígeno. Además, las proteínas contienen nitrógeno y azufre, y los nucleótidos, así como algunos lípidos, contienen nitrógeno y fósforo.

Se ha dicho que es suficiente reconocer cerca de 30 moléculas para tener un conocimiento que permita trabajar con la bioquímica de las células.

Dos de esas moléculas son los azúcares glucosa y ribosa; otra, un lípido; otras veinte, los aminoácidos biológicamente importantes; y cinco las bases nitrogenadas, moléculas que contienen nitrógeno y son constituyentes claves de los nucleótidos.

En esencia, la química de los organismos vivos es la química de los compuestos que contienen carbono o sea, los compuestos orgánicos.

El carbono es singularmente adecuado para este papel central, por el hecho de que es el átomo más liviano capaz de formar múltiples enlaces covalentes. A raíz de esta capacidad, el carbono puede combinarse con otros átomos de carbono y con átomos distintos para formar una gran variedad de cadenas fuertes y estables y de compuestos con forma de anillo. Las moléculas orgánicas derivan sus configuraciones tridimensionales primordialmente de sus esqueletos de carbono. Sin embargo, muchas de sus propiedades específicas dependen de grupos funcionales. Una característica general de todos los compuestos orgánicos es que liberan energía cuando se oxidan. Entre los tipos principales de moléculas orgánicas importantes en los sistemas vivos están los carbohidratos, los lípidos, las proteínas y los nucleótidos.

Los carbohidratos son la fuente primaria de energía química para los sistemas vivos. Los más simples son los monosacáridos ("azúcares simples").

Los monosacáridos pueden combinarse para formar disacáridos ("dos azúcares") y polisacáridos (cadenas de muchos monosacáridos).

Los lípidos son moléculas hidrofóbicas que, como los carbohidratos, almacenan energía y son importantes componentes estructurales. Incluyen las grasas y los aceites, los fosfolípidos, los glucolípidos, las ceras, y el colesterol y otros esteroides.

Las proteínas son moléculas muy grandes compuestas de cadenas largas de aminoácidos, conocidas como cadenas polipeptídicas. A partir de sólo veinte aminoácidos diferentes usados para hacer proteínas se puede sintetizar una

inmensa variedad de diferentes tipos de moléculas proteínicas, cada una de las cuales cumple una función altamente específica en los sistemas vivos.

Los nucleótidos son moléculas complejas formadas por un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos y una base nitrogenada. Son los bloques estructurales de los ácidos desoxirribonucleico (DNA) y ribonucleico (RNA), que transmiten y traducen la información genética. Los nucleótidos también desempeñan papeles centrales en los intercambios de energía que acompañan a las reacciones químicas dentro de los sistemas vivos. El principal portador de energía en la mayoría de las reacciones químicas que ocurren dentro de las células es un nucleótido que lleva tres fosfatos, el ATP.

El papel central del carbono

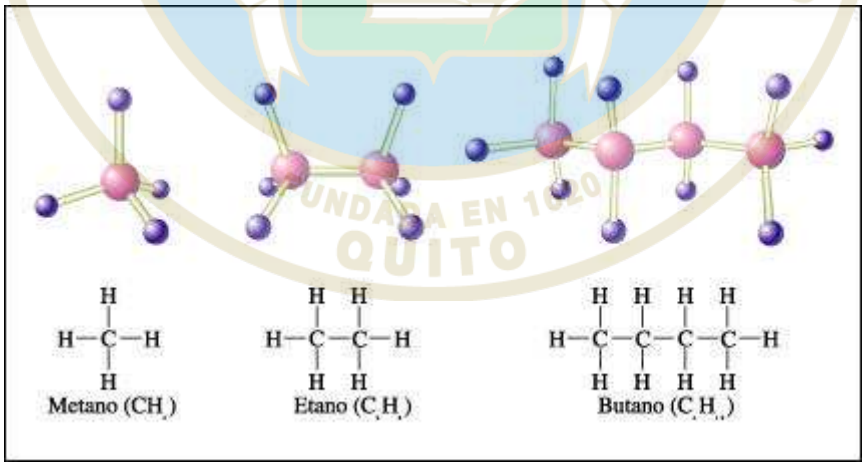
Un átomo de carbono puede formar cuatro enlaces covalentes con cuatro átomos diferentes como máximo.

En términos del papel biológico del carbono, es de gran importancia que sus átomos pueden formar enlaces entre sí y así, formar cadenas largas.

En general, una molécula orgánica deriva su configuración final de la disposición de sus átomos de carbono, que constituyen el esqueleto o columna de la molécula. La configuración de la molécula, a su vez, determina muchas de sus propiedades y su función dentro de los sistemas vivos.

En los siguientes modelos, las esferas lilas representan a los átomos de carbono y las esferas azules, más pequeñas, representan a los átomos de hidrógeno.

Las varillas de los modelos -y las líneas en las fórmulas estructurales- representan enlaces covalentes, cada uno de los cuales está formado por un par de electrones. Nótese que cada átomo de carbono forma cuatro enlaces covalentes.



Modelos de esferas y varillas y fórmulas estructurales del metano, etano y butano.

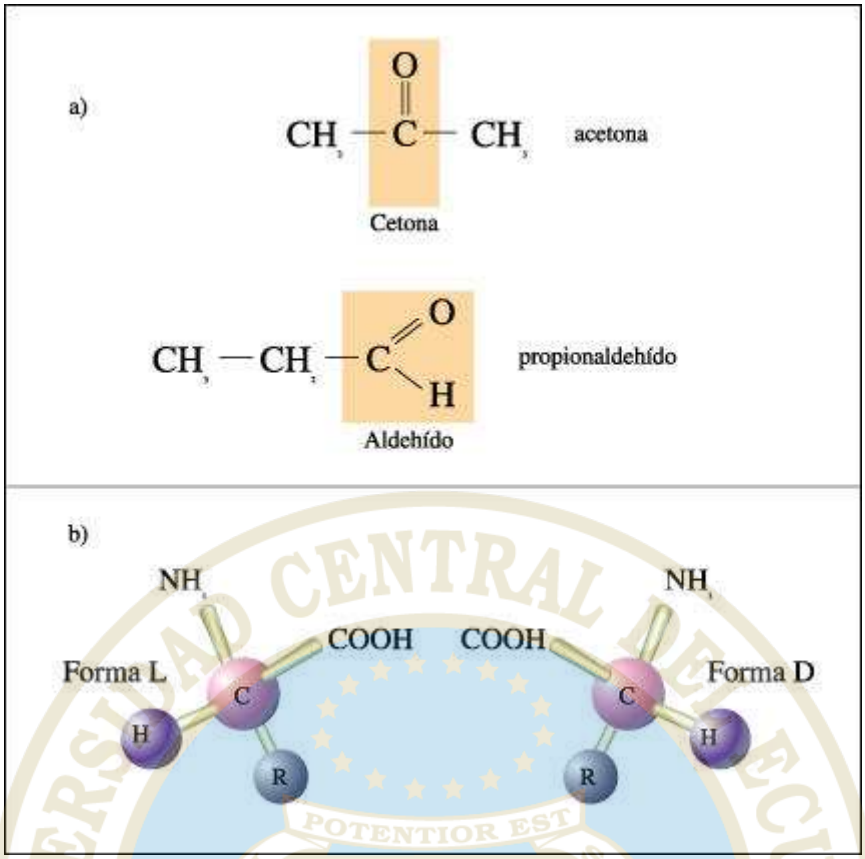
Las propiedades químicas específicas de una molécula orgánica derivan principalmente de los grupos de átomos conocidos como grupos funcionales. Estos grupos están unidos al esqueleto de carbono, reemplazando a uno o más de los hidrógenos que estarían presentes en un hidrocarburo.

Algunos grupos funcionales biológicamente importantes

Grupo	Nombre	Importancia biológica
– OH	Hidroxilo	Polar, y por esta razón soluble en agua; forma puentes de hidrógeno
– C(=O)–OH	Carboxilo	Ácido débil (dador de hidrógeno); cuando pierde un ion hidrógeno adquiere carga ne – C(=O)–O⁻ + H⁺
– N(–H)–H	Amino	Base débil (aceptor de hidrógeno); cuando acepta un ion hidrógeno adquiere carga p – N⁺(H)(H)–H
H–C(=O)–	Aldehído	Polar, y por esta razón soluble en agua; caracteriza a algunos azúcares
– C(=O)–	Cetona (o carbonilo)	Polar, y por esta razón soluble en agua; caracteriza a otros azúcares
– C(H)(H)–H	Metilo	Hidrofóbico (insoluble en agua)
– P(=O)(–OH)–OH	Fosfato	Ácido (dador de hidrógeno); en solución presenta habitualmente carga negativa: – P(=O)(–O⁻)–O⁻ + 2H⁺

Ciertos compuestos tiene la misma fórmula química pero sus átomos se disponen de manera diferente. Estos compuestos se denominan isómeros. Existen distintos tipos de isómeros, entre ellos, los isómeros estructurales y los isómeros ópticos o enantiómeros.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST SAPIENTIUM
FUNDADA EN 1620
QUITO



Dos tipos de isómeros.

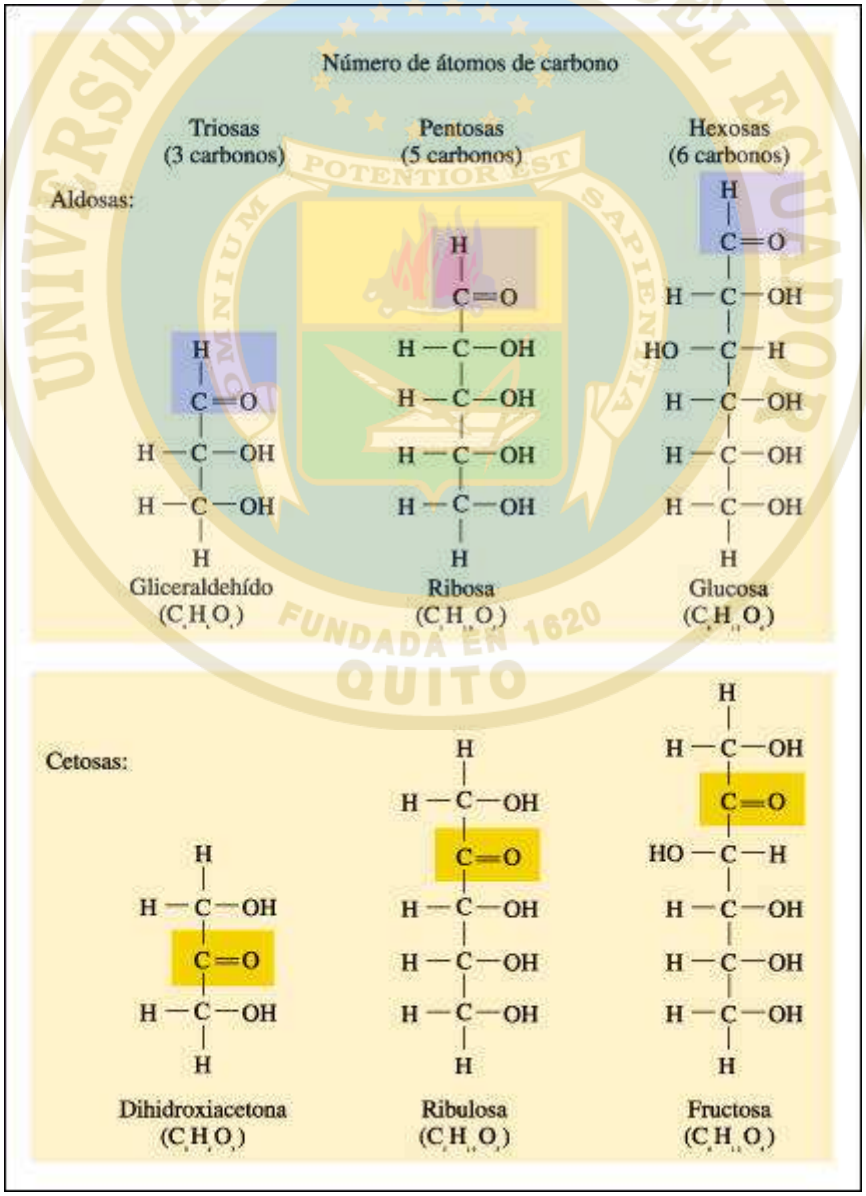
a. Isómeros estructurales: moléculas que presentan la misma cantidad y tipo de átomos, pero dispuestos de manera diferente.
b. Los isómeros ópticos son uno la imagen especular del otro y no se pueden superponer.

Los enlaces covalentes -que se encuentran comúnmente en las moléculas orgánicas- son enlaces fuertes y estables de diferentes fuerzas características que dependen de las configuraciones de los orbitales. Las fuerzas de enlace se expresan convencionalmente en función de la energía, en kilocalorías por mol, que debe suministrarse para romper el enlace en condiciones estándar de temperatura y presión.

Cuando se rompe un enlace covalente, se liberan los átomos que conforman las moléculas (o en algunos casos los grupos de átomos). Cada átomo habitualmente lleva consigo sus propios electrones, lo que da como resultado átomos cuyos niveles de energía exteriores están sólo parcialmente llenos con electrones. Así, los átomos tienden a formar nuevos enlaces covalentes muy rápidamente, restableciendo la condición estable caracterizada por estar completos los niveles de energía exteriores. Los nuevos enlaces que se forman pueden ser idénticos a los que se habían roto o diferentes, y esto depende de varios factores: la temperatura, la presión y, lo más importante, de cuáles otros átomos están disponibles en la vecindad inmediata. Las reacciones químicas en las cuales se forman combinaciones nuevas siempre implican un cambio en las configuraciones de los electrones y, por lo tanto, en las fuerzas de enlace. Dependiendo de las fuerzas relativas de los enlaces rotos y de los formados en el curso de una reacción química, el sistema o bien liberará energía o la obtendrá del medio circundante.

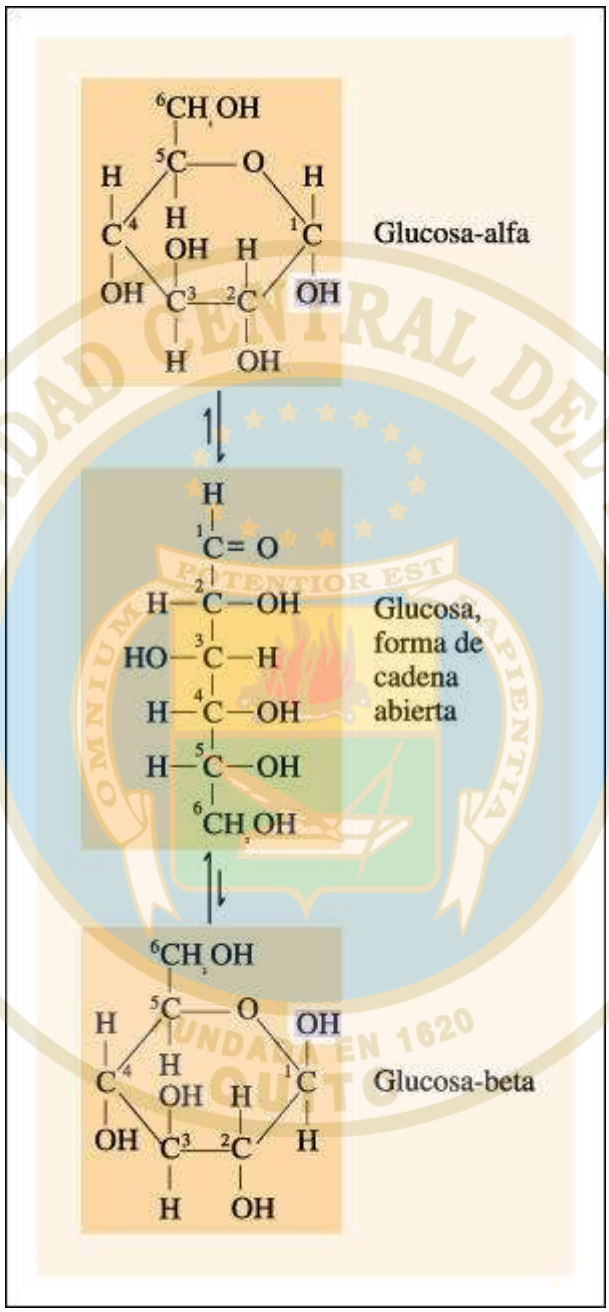
De modo similar ocurren cambios en la energía en las reacciones químicas que tienen lugar en los organismos. Sin embargo, los sistemas vivos han desarrollado "estrategias" para minimizar no sólo la energía requerida para iniciar una reacción, sino también la proporción de energía liberada como calor. Estas estrategias implican, entre otros factores, moléculas proteínicas especializadas, conocidas como enzimas, que son participantes esenciales de las reacciones químicas de los sistemas vivos.

Los carbohidratos son las moléculas fundamentales de almacenamiento de energía en la mayoría de los seres vivos y forman parte de diversas estructuras de las células vivas. Los carbohidratos -o glúcidos- pueden ser moléculas pequeñas, (azúcares), o moléculas más grandes y complejas. Hay tres tipos principales de carbohidratos, clasificados de acuerdo con el número de moléculas de azúcar que contienen. Los monosacáridos como la ribosa, la glucosa y la fructosa, contienen sólo una molécula de azúcar. Los disacáridos consisten en dos moléculas de azúcar simples unidas covalentemente. Ejemplos familiares son la sacarosa (azúcar de caña), la maltosa (azúcar de malta) y la lactosa (azúcar de la leche). Los polisacáridos como la celulosa y el almidón, contienen muchas moléculas de azúcar simples unidas entre sí.



Dos modos diferentes de clasificar a los monosacáridos según el número de átomos de carbono y según los grupos funcionales, indicados aquí en color.

El gliceraldehído, la ribosa y la glucosa contienen, además de los grupos hidroxilo, un grupo aldehído, que se indica en violeta; se llaman azúcares de aldosa (aldosas). La dihidroxiacetona, la ribulosa y la fructosa contienen un grupo cetona, indicado en pardo, y se llaman azúcares de cetosa (cetosas).



En solución acuosa, la glucosa, azúcar de seis carbonos, existe en dos estructuras en anillo diferentes -alfa y beta- que están en equilibrio.

La molécula pasa por la forma de cadena abierta en su transición de una forma estructural a la otra. La única diferencia en los dos anillos es la posición del grupo hidroxilo unido al átomo de carbono 1; en la forma alfa, está por debajo del plano del anillo y en la forma beta, por encima de éste.

En general, las moléculas grandes, como los polisacáridos, que están constituidas de subunidades idénticas o similares, se conocen como polímeros ("muchas partes") y las subunidades son llamadas monómeros ("una sola parte").

Los disacáridos y polisacáridos se forman por reacciones de condensación, en las que las unidades de monosacárido se unen covalentemente con la eliminación de una molécula de agua. Pueden ser escindidas nuevamente por hidrólisis, con la incorporación de una molécula de agua.

Los lípidos

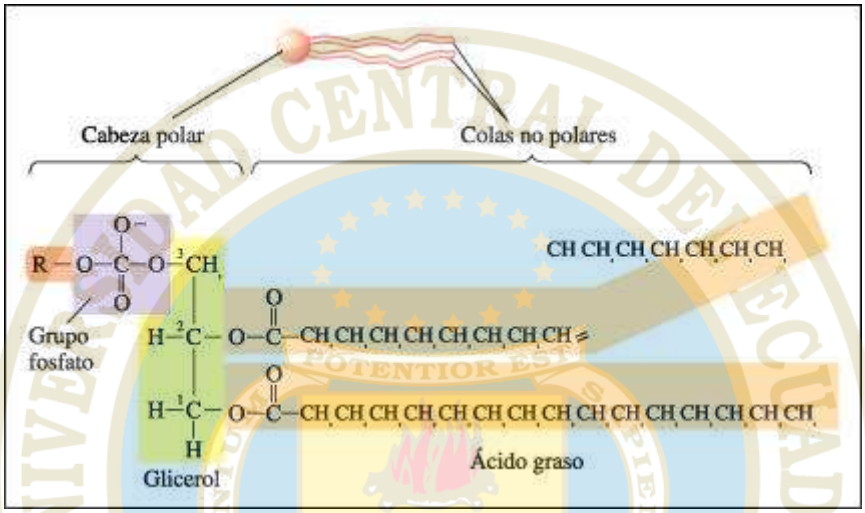
Los lípidos son un grupo general de sustancia orgánicas insolubles en solventes polares como el agua, pero que se disuelven fácilmente en solventes orgánicos no polares, tales como el cloroformo, el éter y el benceno. Típicamente, son moléculas de almacenamiento de energía, usualmente en forma de grasa o aceite, y cumplen funciones estructurales, como en el caso de los fosfolípidos, glucolípidos y ceras. Algunos lípidos, sin embargo, desempeñan papeles principales como "mensajeros" químicos, tanto dentro de las células como entre ellas.

A diferencia de muchas plantas, como la de la papa, los animales sólo tienen una capacidad limitada para almacenar carbohidratos. En los vertebrados, cuando los azúcares que se ingieren sobrepasan las posibilidades de utilización o de transformación en glucógeno, se convierten en grasas. De modo inverso, cuando los requisitos energéticos del cuerpo no son satisfechos por la ingestión inmediata de comida, el glucógeno y posteriormente la grasa son degradados para llenar estos requerimientos. El hecho de que el cuerpo consuma o no sus propias moléculas de almacenamiento no guarda ninguna relación con la forma molecular en que la energía ingresa en él. La cuestión estriba simplemente en la cantidad de calorías que se libera cuando se degradan estas moléculas.

Una molécula de grasa está formada por tres ácidos grasos unidos a una molécula de glicerol (de aquí el término "triglicérido"). Las largas cadenas hidrocarbonadas que componen los ácidos grasos terminan en grupos carboxilo (-COOH), que se unen covalentemente a la molécula de glicerol. Las propiedades físicas de una grasa, como por ejemplo su punto de fusión, están determinadas por las longitudes de sus cadenas de ácidos grasos y dependen también de si las cadenas son saturadas o no saturadas. Los ácidos grasos pueden estar saturados, es decir, no presentar enlaces dobles. También pueden estar insaturados, es decir, tener átomos de carbono unidos por enlaces dobles. Las cadenas rectas de los ácidos grasos saturados permiten el empaquetamiento de las moléculas, produciendo un sólido como la manteca o el cebo. En los grasos insaturados, los dobles enlaces provocan que las cadenas se doblen; esto tiende a separar las moléculas, produciendo un líquido como el aceite de oliva o de girasol.
Algunas plantas también almacenan energía en forma de aceites, especialmente en las semillas y en los frutos. Las grasas y los aceites contienen una mayor proporción de enlaces carbono-hidrógeno ricos en energía que los carbohidratos y, en consecuencia, contienen más energía química. En promedio, las grasas producen aproximadamente 9,3 kilocalorías por gramo, en comparación con las 3,79 kilocalorías por gramo de carbohidrato, o las 3,12 kilocalorías por gramo de proteína. También, dado que las grasas son no polares, no atraen moléculas de agua y, así, no están "embebidas" en éstas, como ocurre en el caso de glucógeno. Teniendo en cuenta el factor hídrico, las grasas almacenan seis veces más energía gramo por gramo que el glucógeno, y éste es indudablemente el motivo por el cual, en el curso de la evolución, llegaron a desempeñar un papel fundamental en el almacenamiento de energía.

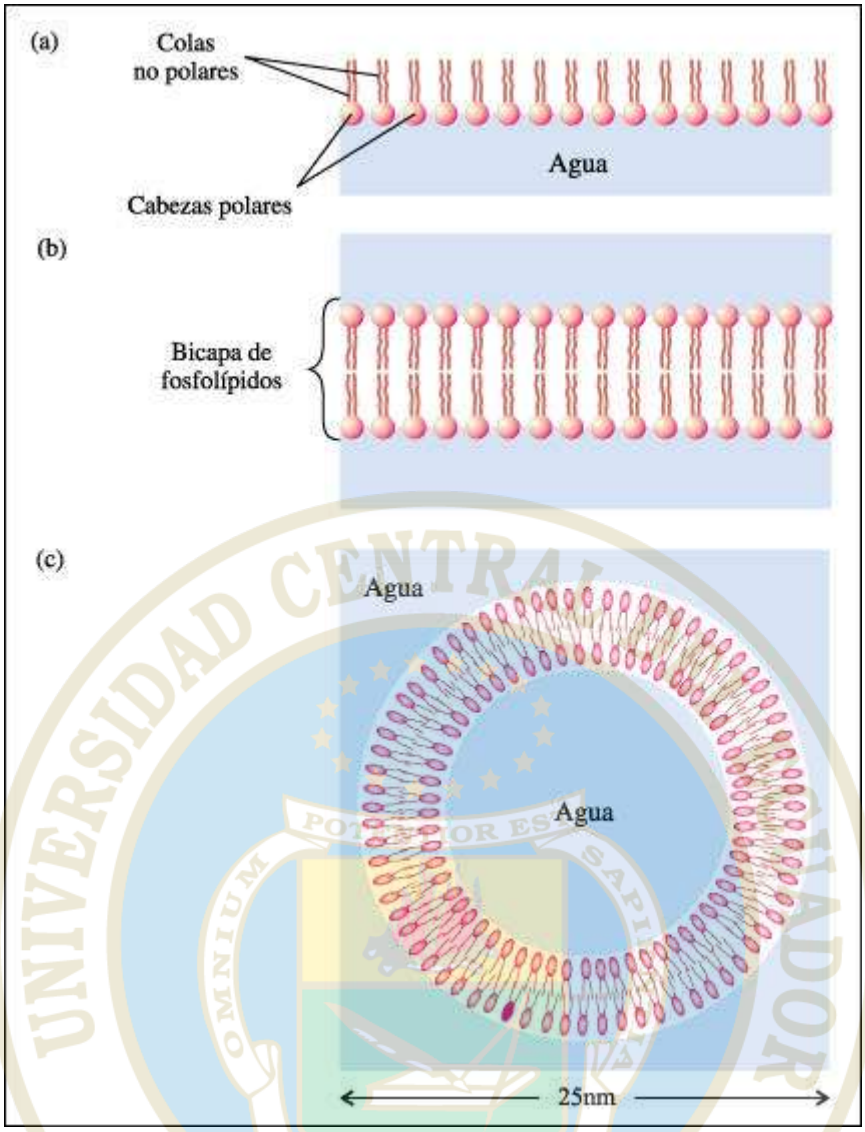
Grandes masas de tejido graso rodean a algunos órganos como, por ejemplo, a los riñones de los mamíferos, y sirven para protegerlos de una conmoción física. Por razones que no se comprenden, estos depósitos de grasa permanecen intactos, aun en épocas de inanición. Otra característica de los mamíferos es una capa de grasa que se encuentra debajo de la piel y que sirve como aislante térmico. Esta capa está particularmente bien desarrollada en los mamíferos marinos.

Los lípidos, especialmente los fosfolípidos y los glucolípidos, también desempeñan papeles estructurales extremadamente importantes. Al igual que las grasas, tanto los fosfolípidos como los glucolípidos están compuestos de cadenas de ácidos grasos unidas a un esqueleto de glicerol. En los fosfolípidos, no obstante, el tercer carbono de la molécula de glicerol no está ocupado por un ácido graso, sino por un grupo fosfato, al que está unido habitualmente otro grupo polar.



La molécula de fosfolípido.

La molécula de fosfolípido está formada por dos ácidos grasos unidos a una molécula de glicerol, como en las grasas, y por un grupo fosfato (indicado en color lila) unido al tercer carbono del glicerol. También contiene habitualmente un grupo químico adicional, indicado con la letra R. Las "colas" de ácido graso son no polares y por lo tanto, hidrofóbicas; la "cabeza" polar que contiene a los grupos fosfato y R es soluble, hidrofílica).
Los grupos fosfato están cargados negativamente. Como resultado, el extremo fosfato de la molécula es hidrofílico, mientras que las porciones de ácido graso son hidrofóbicas.



Ordenamiento de los fosfolípidos en relación con el agua.

a. Dado que los fosfolípidos tienen cabezas solubles en agua y colas insolubles en ella, tienden a formar una película delgada en una superficie acuosa, con sus colas extendidas por encima del agua.
b. Rodeados de agua, se distribuyen espontáneamente en dos capas, con sus cabezas hidrofílicas (amantes del agua) extendidas hacia afuera y sus colas hidrofóbicas (con aversión al agua) hacia adentro. Esta disposición, la bicapa lipídica, constituye la base estructural de las membranas celulares.
c. Al formar una bicapa, los componentes hidrofóbicos de los fosfolípidos quedan "protegidos" del agua, excepto en los bordes, en donde quedan expuestos. Esta ordenación da una cierta inestabilidad a esa membrana, haciendo que ésta se pliegue sobre sí misma y forme vesículas.

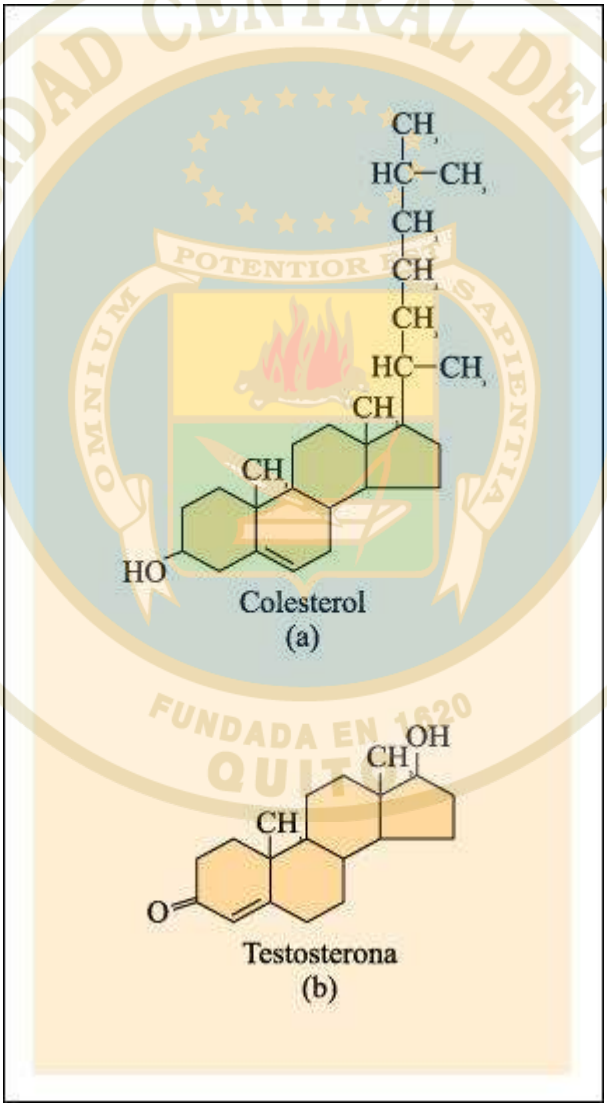
Esta disposición de las moléculas de fosfolípido, con sus cabezas hidrofílicas expuestas y sus colas hidrofóbicas agrupadas, forman la base estructural de las membranas celulares.

En los glucolípidos ("lípidos con azúcar"), el tercer carbono de la molécula de glicerol no está ocupado por un grupo fosfato, sino por una cadena de carbohidrato corta. Dependiendo del glucolípido particular, esta cadena puede contener, en

cualquier lugar, entre uno y quince monómeros de monosacárido. Al igual que la cabeza de fosfato de un fosfolípido, la cabeza de carbohidrato de un glucolípido es hidrofílica, y las colas de ácidos grasos son, por supuesto, hidrofóbicas. En solución acuosa, los glucolípidos se comportan del mismo modo que los fosfolípidos. También son componentes importantes de las membranas celulares en las que cumplen funciones de reconocimiento celular.

Las ceras también son una forma de lípido. Son producidas, por ejemplo, por las abejas para construir sus panales. También forman cubiertas protectoras, lubricantes e impermeabilizantes sobre la piel, el pelaje y las plumas y sobre los exoesqueletos de algunos animales. En las plantas terrestres se encuentran sobre las hojas y frutos. Las ceras protegen las superficies donde se depositan de la pérdida de agua y aíslan del frío a los tejidos internos.

El colesterol pertenece a un grupo importante de compuestos conocidos como esteroides.



Dos ejemplos de esteroides.

a. La molécula de colesterol está formada por cuatro anillos de carbono y una cadena hidrocarbonada.
b. La testosterona, hormona sexual masculina, sintetizada a partir del colesterol por

células de los testículos, también tiene la estructura característica de cuatro anillos, pero carece de la cola hidrocarbonada.

Aunque los esteroides no se asemejan estructuralmente a los otros lípidos, se los agrupa con ellos porque son insolubles en agua. Al igual que el colesterol, todos los esteroides tienen cuatro anillos de carbono unidos y varios de ellos tienen una cola. Además, muchos poseen el grupo funcional -OH, que los identifica como alcoholes.

El colesterol se encuentra en las membranas celulares (excepto en las células bacterianas); aproximadamente el 25% (en peso seco) de la membrana de un glóbulo rojo es colesterol. Su presencia da rigidez a las membranas y evita su congelamiento a muy bajas temperaturas. También es un componente principal de la vaina de mielina, la membrana lipídica que envuelve a las fibras nerviosas de conducción rápida, acelerando el impulso nervioso. El colesterol es sintetizado en el hígado a partir de ácidos grasos saturados y también se obtiene en la dieta, principalmente en la carne, el queso y las yemas de huevo. Las altas concentraciones de colesterol en la sangre están asociadas con la aterosclerosis, enfermedad en la cual el colesterol se encuentra en depósitos grasos en el interior de los vasos sanguíneos afectados

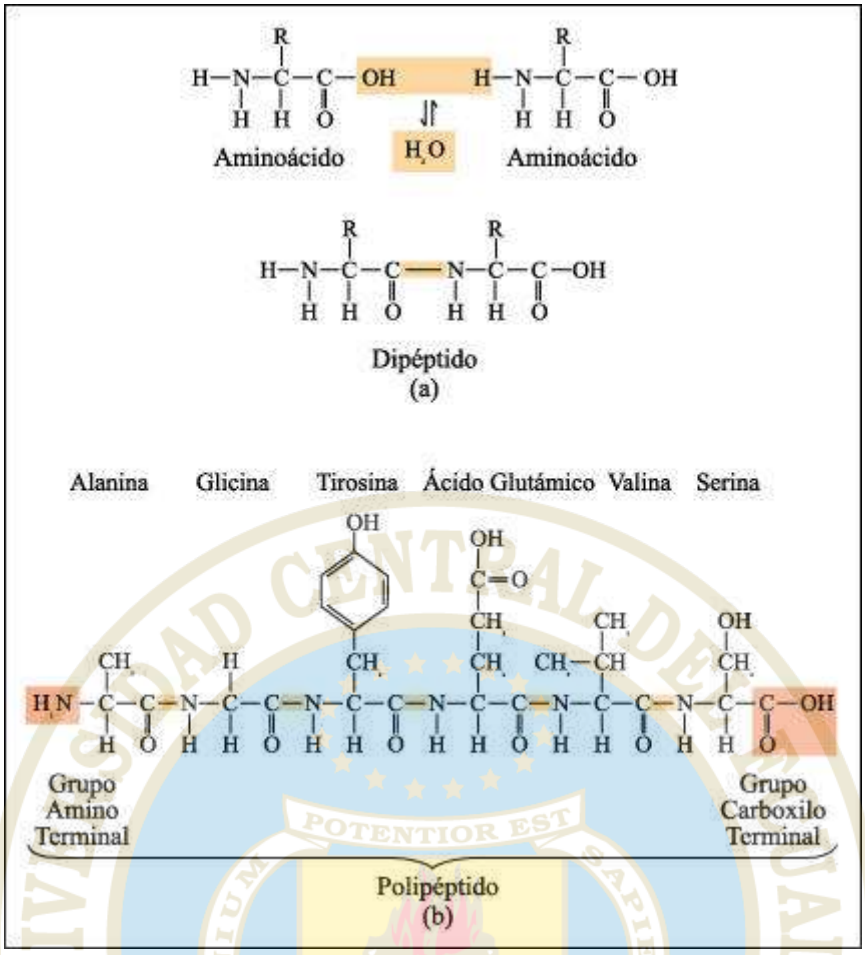
Las hormonas sexuales y las hormonas de la corteza adrenal (la porción más externa de las glándulas suprarrenales, que se encuentran por encima de los riñones) también son esteroides. Estas hormonas se forman a partir del colesterol en los ovarios, testículos, corteza suprarrenal y otras glándulas que las producen. Las prostaglandinas representan un grupo de lípidos, derivados de los ácidos grasos, y tienen acciones hormonales.

Aminoácidos y proteínas

Los veinte aminoácidos diferentes que forman parte de las proteínas varían de acuerdo con las propiedades de sus grupos laterales (R).
Cada aminoácido contiene un grupo amino (-NH2) y un grupo carboxilo (-COOH) unidos a un átomo de carbono central. Un átomo de hidrógeno y el grupo lateral están también unidos al mismo átomo de carbono. Esta estructura básica es idéntica en todos los aminoácidos.
Los grupos laterales pueden ser no polares (sin diferencia de carga entre distintas zonas del grupo), polares pero con cargas balanceadas de modo tal que el grupo lateral en conjunto es neutro, o cargados, negativa o positivamente.

Los grupos laterales no polares no son solubles en agua, mientras que los grupos laterales polares y cargados son solubles en agua. A partir de estos relativamente pocos aminoácidos, se puede sintetizar una inmensa variedad de diferentes tipos proteínas, cada una de las cuales cumple una función altamente específica en los sistemas vivos.

Los aminoácidos se unen entre sí por medio de enlaces peptídicos.



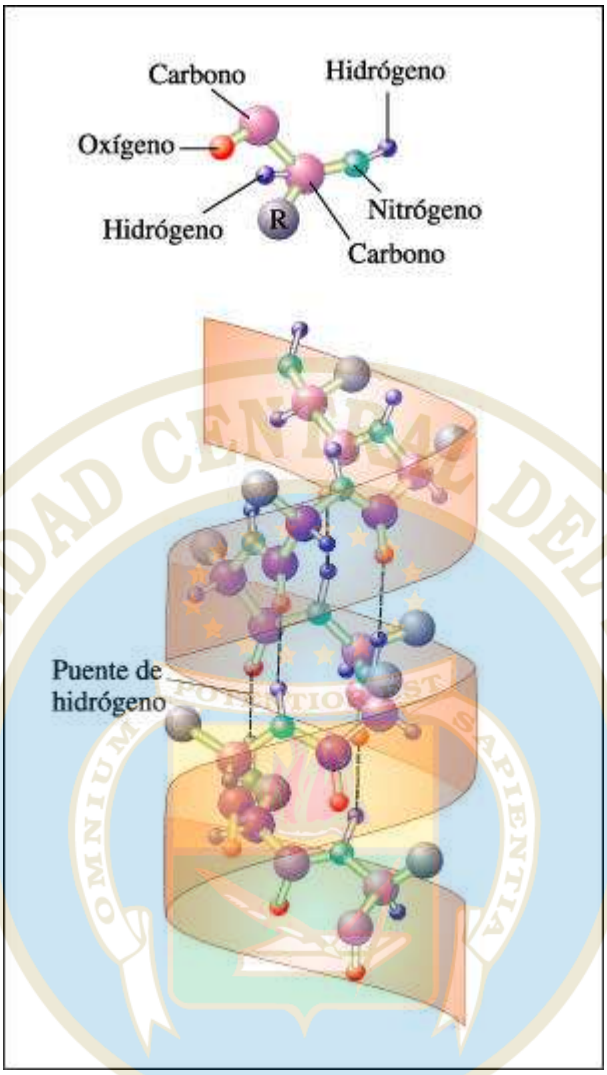
a) Un enlace peptídico es un enlace covalente formado por condensación. b) Los polipéptidos son polímeros de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos, en los que el grupo amino de un ácido se une al grupo carboxilo de su vecino. La cadena polipeptídica que se muestra contiene solamente seis aminoácidos, pero algunas cadenas pueden contener hasta 1.000 monómeros de aminoácidos.

La secuencia de aminoácidos se conoce como estructura primaria de la proteína y de acuerdo con esa secuencia, la molécula puede adoptar una entre varias formas. Los puentes de hidrógeno entre los grupos C=O y NH tienden a plegar la cadena en una estructura secundaria repetida, tal como la hélice alfa o la hoja plegada beta. Las interacciones entre los grupos R de los aminoácidos pueden dar como resultado un plegamiento ulterior en una estructura terciaria, que a menudo es de forma globular e intrincada. Dos o más polipéptidos pueden actuar recíprocamente para formar una estructura cuaternaria.

En las proteínas fibrosas, las moléculas largas entran en interacción con otras largas cadenas de polipéptidos, similares o idénticas, para formar cables o láminas. El colágeno y la queratina son proteínas fibrosas que desempeñan diversos papeles estructurales. Las proteínas globulares también pueden cumplir propósitos estructurales. Los microtúbulos, que son componentes celulares importantes, están compuestos por unidades repetidas de proteínas globulares, asociadas helicoidalmente en un tubo hueco. Otras proteínas globulares tienen funciones de regulación, de transporte y de protección.

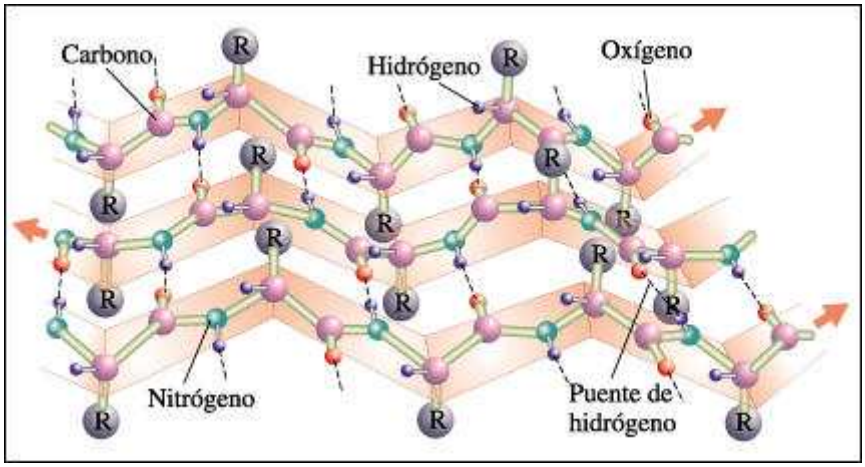
Dada la variedad de aminoácidos, las proteínas pueden tener un alto grado de especificidad. Un ejemplo es la hemoglobina, la molécula transportadora de oxígeno de la sangre, compuesta de cuatro cadenas polipeptídicas (dos pares de cadenas), cada una unida a un grupo que contiene hierro (hemo). La sustitución de un

determinado aminoácido por otro en uno de los pares de cadenas altera la superficie de la molécula, produciendo una enfermedad grave, en ocasiones fatal, conocida como anemia falciforme.



Estructuras secundarias de las proteínas: la hélice alfa.

La hélice alfa: esta hélice mantiene su forma por la presencia de los puentes de hidrógeno, indicados por las líneas de puntos. En este caso, los puentes de hidrógeno se forman entre los átomos de oxígeno del grupo carbonilo de un aminoácido y el átomo de hidrógeno del grupo amino de otro aminoácido situado a cuatro aminoácidos de distancia en la cadena. Los grupos R, que no se muestran en este diagrama, están unidos a los carbonos indicados por las esferas violetas. Los grupos R se extienden hacia afuera desde la hélice.



Estructuras secundarias de las proteínas: la hoja plegada beta.

La hoja plegada beta, en la que los pliegues se forman por la existencia de puentes de hidrógeno entre distintos átomos del esqueleto del polipéptido; los grupos R, unidos a los carbonos, se extienden por encima y por debajo de los pliegues de la hoja.

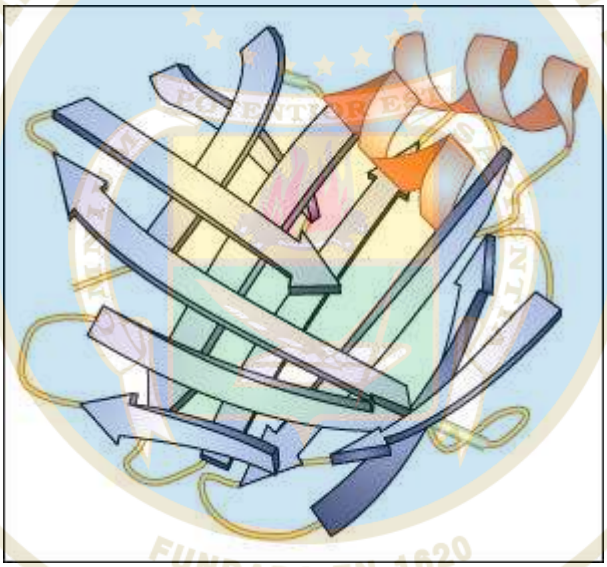
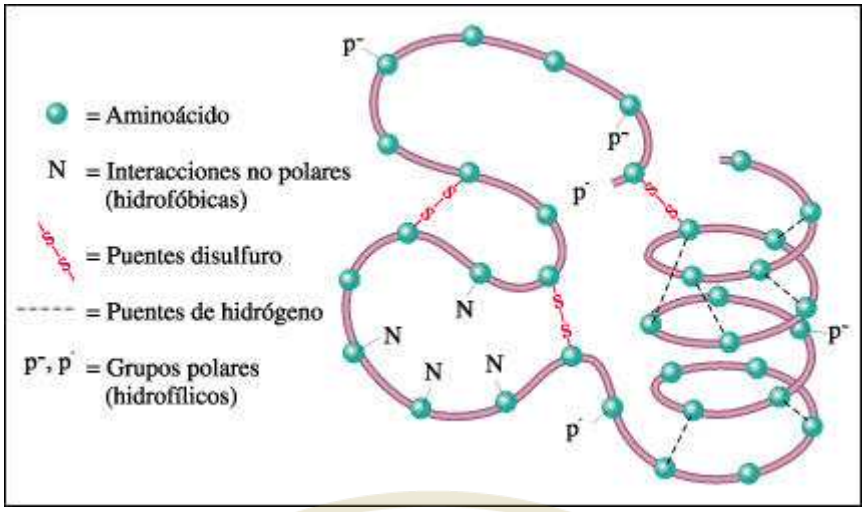


Diagrama de una proteína (enzima) cuya estructura secundaria incluye hoja beta plegadas (azul) y alfa hélices (roja).



a) Tipos de enlaces que estabilizan la estructura terciaria de una molécula de proteína. Estos mismos tipos de enlace también estabilizan la estructura de las moléculas de proteínas formadas por más de una cadena polipeptídica.

Nucleótidos y ácidos nucleicos

La información que dicta las estructuras de la enorme variedad de moléculas de proteínas que se encuentran en los organismos está codificada en moléculas conocidas como ácidos nucleicos.

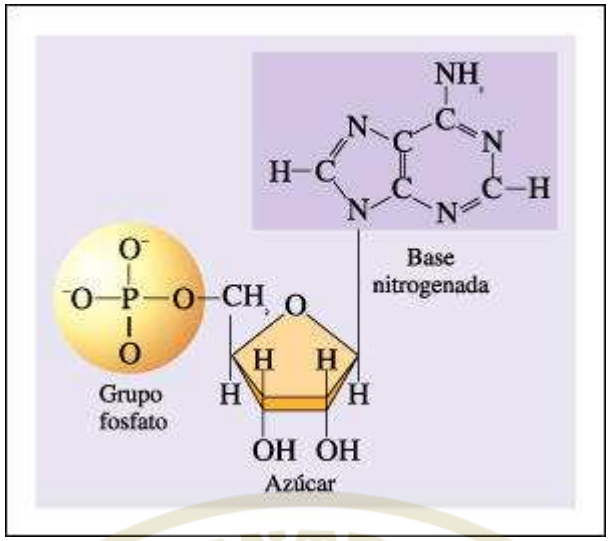
La información contenida en los ácidos nucleicos es transcripta y luego traducida a las proteínas. Son las proteínas las moléculas que finalmente ejecutarán las "instrucciones" codificadas en los ácidos nucleicos.

Así como las proteínas están formadas por cadenas largas de aminoácidos, los ácidos nucleicos están formados por cadenas largas de nucleótidos.

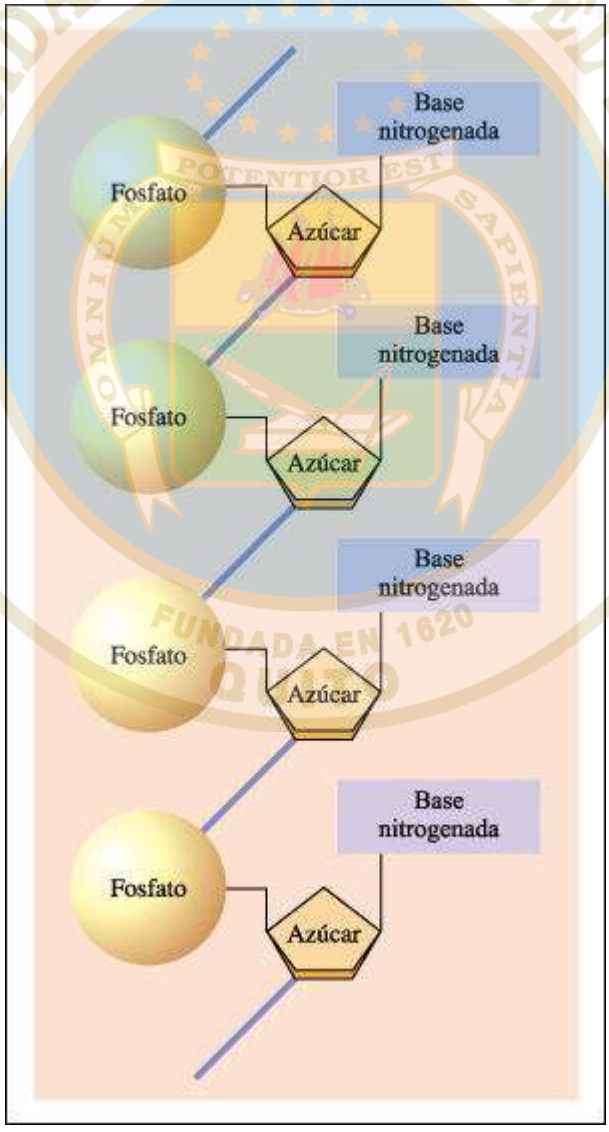
Un nucleótido, sin embargo, es una molécula más compleja que un aminoácido. Está formado por tres subunidades: un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos y una base nitrogenada; esta última tiene las propiedades de una base y, además, contiene nitrógeno.

La subunidad de azúcar de un nucleótido puede ser ribosa o bien desoxirribosa. Como puede verse, la diferencia estructural entre estos dos azúcares es leve.

En la ribosa, el carbono 2 lleva un átomo de hidrógeno por encima del plano del anillo y un grupo hidroxilo por debajo del plano; en la desoxirribosa, el grupo hidroxilo del carbono 2 está reemplazado por un átomo de hidrógeno.



Un nucleótido está constituido por tres subunidades diferentes: un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos y una base nitrogenada.

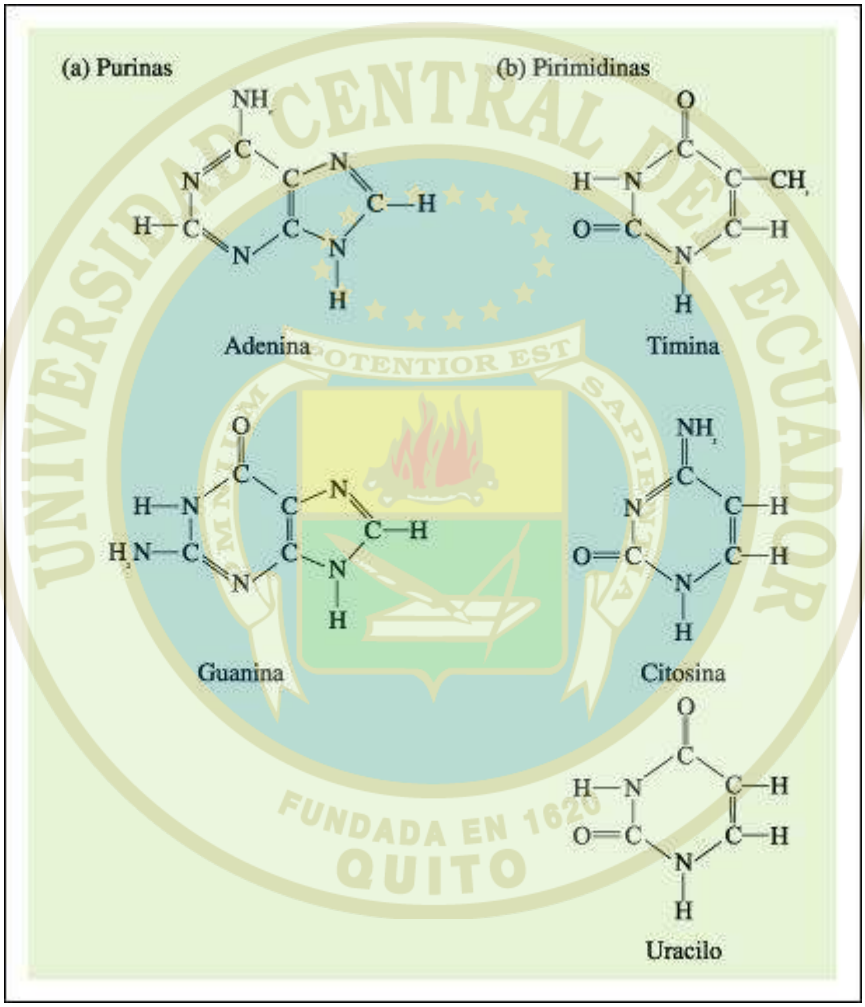


Estructura de un nucleótido.

Los nucleótidos pueden unirse en cadenas largas por reacciones de condensación que involucran a los grupos hidroxilo de las subunidades de fosfato y de azúcar. En la figura se muestra una molécula de RNA que, como se observa, está formada por una sola cadena de nucleótidos. Las moléculas de DNA, en cambio, constan de dos cadenas de nucleótidos enrrolladas sobre sí mismas, formando una doble hélice.

La ribosa es el azúcar en los nucleótidos que forman ácido ribonucleico (RNA) y la desoxirribosa es el azúcar en los nucleótidos que forman ácido desoxirribonucleico (DNA). Hay cinco bases nitrogenadas diferentes en los nucleótidos, que son los sillares de construcción de los ácidos nucleicos.

Dos de ellas, la adenina y la guanina, se conocen como purinas. Las otras tres, citosina, timina y uracilo se conocen como pirimidinas.



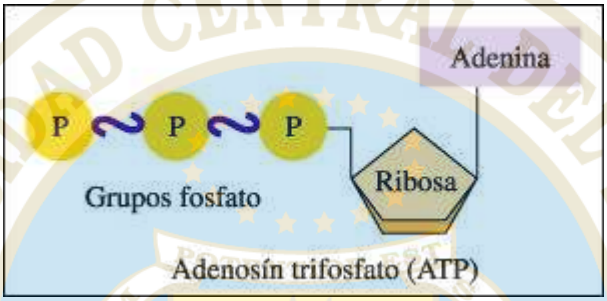
Las cinco bases nitrogenadas de los nucleótidos que constituyen los ácidos nucleicos. a) La adenina y la guanina aparecen tanto en el DNA como en el RNA, al igual que la citosina. b) La timina, también una pirimidina, se encuentra en el DNA, pero no en el RNA y el uracilo, una tercera pirimidina, se encuentra en el RNA, pero no en el DNA

La adenina, la guanina y la citosina se encuentran tanto en el DNA como en el RNA, mientras que la timina se encuentra sólo en el DNA y el uracilo sólo en el RNA. Aunque sus componentes químicos son muy semejantes, el DNA y el RNA desempeñan papeles biológicos muy diferentes. El DNA es el constituyente primario de los cromosomas de las células y es el portador del mensaje genético. La función del RNA es transcribir el mensaje genético presente en el DNA y traducirlo a proteínas. El descubrimiento de la estructura y función de estas moléculas es hasta

ahora, indudablemente, el mayor triunfo del enfoque molecular en el estudio de la biología.

Los nucleótidos, además de su papel en la formación de los ácidos nucleicos, tienen una función independiente y vital para la vida celular. Cuando un nucleótido se modifica por la unión de dos grupos fosfato, se convierte en un transportador de energía, necesario para que se produzcan numerosas reacciones químicas celulares. La energía contenida en los glúcidos de reserva como el almidón y el glucógeno, y en los lípidos, viene a ser como el dinero depositado a plazo fijo; no es asequible fácilmente. La energía de la glucosa es como el dinero en una cuenta corriente, accesible, pero no tanto como para realizar todas las operaciones cotidianas. La energía en los nucleótidos modificados, en cambio, es como el dinero de bolsillo, disponible en cantidades convenientes y aceptado en forma generalizada.

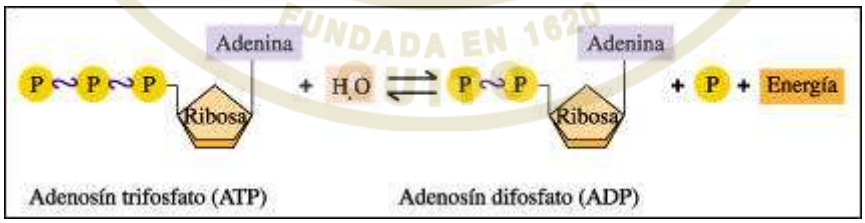
El principal portador de energía, en casi todos los procesos biológicos, es una molécula llamada adenosín trifosfato o ATP.



Esquema de una molécula de ATP (adenosín trifosfato).

La única diferencia entre el ATP y el AMP (adenosín monofosfato) es la unión de dos grupos fosfato adicionales. Aunque esta diferencia en la fórmula puede parecer pequeña, es la clave del funcionamiento del ATP en los seres vivos.

Los enlaces que unen los tres grupos fosfato son relativamente débiles, y pueden romperse con cierta facilidad por hidrólisis. Los productos de la reacción más común son el ADP -adenosín di fosfato- un grupo fosfato y energía. Esta energía al desprenderse, puede ser utilizada para producir otras reacciones químicas.



La hidrólisis del ATP.

Con la adición de una molécula de agua al ATP, un grupo fosfato se separa de la molécula. Los productos de la reacción son el ADP, un grupo fosfato libre y energía. Alrededor de unas 7 Kcalorías de energía se liberan por cada mol de ATP hidrolizado. La reacción puede ocurrir en sentido contrario si se aportan las 7 Kcalorías por mol necesarias.



Capítulo 4. Las células: Introducción

En algún momento de la historia de este planeta aparecieron sistemas biológicos capaces de producir descendientes y evolucionar, un hecho íntimamente asociado con los cambios que sufrió la Tierra. Para introducirnos en el origen de las primeras formas vivas, debemos conocer las condiciones iniciales de la Tierra a partir de las cuales pudieron haberse establecido.

La vida se caracteriza por una serie de propiedades que emergen en el nivel de organización celular. La teoría celular constituye uno de los principios fundamentales de la biología y establece que:

a. todos los organismos vivos están formados por una o más células;
b. las reacciones químicas de un organismo vivo, incluyendo los procesos liberadores de energía y las reacciones biosintéticas, tienen lugar dentro de las células;
c. las células se originan de otras células, y
d. las células contienen la información hereditaria de los organismos de los cuales son parte y esta información pasa de la célula progenitora a la célula hija.

Una de las preguntas fundamentales de la biología moderna es cómo empezó la vida. Las evidencias actuales aportan muchas pistas acerca de la aparición de la vida en la Tierra. La edad de la nuestro planeta se estima en 4.600 millones de años. Como evidencias de vida, se han encontrado microfósiles de células semejantes a bacterias que tienen 3.500 millones de años de antigüedad y existen, además, otras evidencias indirectas de vida de hace 3.850 millones de años.

Se han propuesto diversas hipótesis para explicar cómo podrían haber surgido compuestos orgánicos en forma espontánea en la Tierra primitiva y estructuras semejantes a células a partir de esos agregados de moléculas orgánicas.

Las células más tempranas pudieron haber sido heterótrofas o autótrofas. Los primeros autótrofos pueden haber sido quimiosintéticos o fotosintéticos. Con la aparición de la fotosíntesis, la energía que fluía a través de la biosfera adoptó su forma moderna dominante: la energía radiante del Sol es capturada por autótrofos fotosintéticos y encauzada por ellos hacia los organismos heterótrofos. Los heterótrofos modernos incluyen a los hongos y a los animales, al igual que a muchos tipos de organismos unicelulares. Los autótrofos modernos incluyen a otros tipos de organismos unicelulares y, lo más importante, a las plantas verdes.

Hay dos tipos distintos de células: las procariotas y las eucariotas. Las células procarióticas carecen de núcleos limitados por membrana y de la mayoría de las organelas que se encuentran en las células eucarióticas. Los procariotas fueron la única forma de vida sobre la Tierra durante casi 2.000 millones de años; después, hace aproximadamente 1.500 millones de años, aparecieron las células eucarióticas. Se ha postulado la llamada "teoría endosimbiótica" para explicar el origen de algunas organelas eucarióticas. Los organismos multicelulares,

compuestos de células eucarióticas especializadas para desempeñar funciones particulares, aparecieron en una época comparativamente reciente, sólo hace unos 750 millones de años.
Por ser de un tamaño muy pequeño, las células y las estructuras subcelulares necesitan de microscopios para poder ser observadas por el ojo humano, de limitado poder de resolución. Los tres tipos principales son el microscopio óptico, el microscopio electrónico de transmisión y el microscopio electrónico de barrido. Se han desarrollado además otras técnicas microscópicas. Los sistemas ópticos especiales de contraste de fase, de interferencia diferencial y de campo oscuro hacen posible estudiar células vivas. Un avance tecnológico importante fue el uso de computadoras y cámaras de video integradas a los microscopios.

La formación de la tierra

Hace aproximadamente 5.000 millones de años, según calculan los cosmólogos, la estrella que es nuestro Sol comenzó su existencia. El Sol se formó como otras estrellas a partir de la acumulación de partículas de polvo y gases de hidrógeno y helio, que formaban remolinos en el espacio entre las estrellas más viejas. La inmensa nube que se convertiría en el Sol se condensó gradualmente a medida que los átomos de hidrógeno y de helio eran atraídos unos a otros por la fuerza de la gravedad y caían en el centro de la nube, cobrando velocidad mientras caían. Cuando la aglomeración se hizo más densa, los átomos se movieron más rápidamente, más átomos chocaban unos contra otros y el gas de la nube se tornó más y más caliente. A medida que la temperatura se elevaba, se intensificó la violencia de las colisiones hasta que átomos de hidrógeno chocaron con tal fuerza que sus núcleos se fusionaron formando átomos de helio adicionales y liberando energía nuclear. Esta reacción termonuclear aún ocurre en el corazón del Sol y es la fuente de energía que se irradia desde su incandescente superficie. Los planetas se habrían formado a partir de los restos del gas y del polvo que giraban alrededor de la estrella recién formada. Al comienzo, las partículas deben haberse reunido al azar, pero a medida que la masa aumentaba de tamaño otras partículas comenzaron a ser atraídas por la gravedad de las masas más grandes. El torbellino de polvo y las esferas en formación continuaron girando alrededor del Sol hasta que, finalmente, cada planeta hubo limpiado por completo su propia órbita, recogiendo la materia suelta, a la manera de una bola de nieve gigantesca.

Se estima que los planetas, incluyendo la Tierra, comenzaron su existencia hace aproximadamente 4.600 millones de años. Durante el tiempo en que la Tierra y otros planetas estaban formándose, la liberación de energía a partir de materiales radiactivos mantenía sus interiores muy calientes. Cuando la Tierra aún estaba tan caliente que era principalmente un líquido, los materiales más pesados se reunieron en un centro denso, cuyo diámetro es aproximadamente la mitad del diámetro del planeta. A medida que la superficie de la Tierra se enfriaba, fue formándose una corteza externa, una cáscara tan delgada como la de una manzana. Las rocas más viejas de esta capa datan, según los métodos isotópicos, de hace unos 4.100 millones de años.

Sólo 50 kilómetros por debajo de su superficie, la Tierra está aún caliente y una pequeña fracción todavía está derretida. Vemos evidencia de esto en las erupciones volcánicas ocasionales que expulsan lava (roca fundida) a través de los puntos débiles de la corteza terrestre, o en los géiser, que arrojan el agua hirviendo que se había escurrido gradualmente hacia el interior de la Tierra.

Poco después de haberse formado, es muy probable que la superficie de la Tierra se hallara en un estado turbulento. Estudios realizados sobre cráteres de la Luna llevaron a la conclusión de que hasta hace unos 3.800 millones de años, nuestro

satélite fue constantemente bombardeado por meteoritos. Tal vez, la Tierra haya pasado por un estado similar al que se encuentra la Luna en la actualidad: estaba salpicada de cráteres y carecía de atmósfera.

Se supone que la atmósfera primitiva estaba formada principalmente por hidrógeno y helio. Sin embargo, estos elementos se habrían fugado hacia el espacio exterior debido a que las fuerzas gravitacionales eran aún muy débiles como para retenerlos.
Posteriormente, a partir de los gases desprendidos por los volcanes, se habría formado una atmósfera secundaria, a su vez, diferente de la actual.

El agua habría emanado de los géiseres en forma gaseosa y habría permanecido como vapor de agua en la atmósfera. Al descender la temperatura, las nubes de vapor se habrían condensado y se habrían formado los océanos calientes y poco profundos de la Tierra primitiva.

En la actualidad, la vida existe en lo que se denomina biosfera. Esta capa se extiende sólo entre 8 y 10 kilómetros en la atmósfera y aproximadamente la misma distancia en las profundidades del mar.

El comienzo de la vida

Desde una perspectiva bioquímica, tres características distinguen a las células vivas de otros sistemas químicos:

a. la capacidad para duplicarse generación tras generación;
b. la presencia de enzimas, las proteínas complejas que son esenciales para las reacciones químicas de las que depende la vida, y
c. una membrana que separa a la célula del ambiente circundante y le permite mantener una identidad química distinta. ¿Cómo surgieron estas características? ¿Cuál de ellas apareció primero e hizo posible el desarrollo de las otras?

El primer conjunto de hipótesis verificables acerca del origen de la vida fue propuesto por A. I. Oparin y J. B. Haldane quienes, trabajando en forma independiente, postularon que la aparición de la vida fue precedida por un largo período de "evolución química". Hay un acuerdo general en dos aspectos críticos acerca de la identidad de las sustancias presentes en la atmósfera primitiva y en los mares durante este período:

a. había muy poco o nada de oxígeno presente y
b. los cuatro elementos primarios de la materia viva (hidrógeno, oxígeno, carbono y nitrógeno) estaban disponibles en alguna forma en la atmósfera y en las aguas de la Tierra primitiva.

La energía necesaria para desintegrar las moléculas de estos gases y volver a integrarlas en moléculas más complejas estaba presente en el calor, los relámpagos, los elementos radiactivos y la radiación de alta energía del Sol.

Oparin postuló que en las condiciones de la Tierra primitiva se formaron moléculas orgánicas a partir de los gases atmosféricos que se irían acumulando en los mares y lagos de la Tierra y, en esas condiciones (sin oxígeno libre), tenderían a persistir. Al concentrarse algunas moléculas, habrían actuado sobre ellas fuerzas químicas, las mismas que actúan sobre las moléculas orgánicas hoy en día.

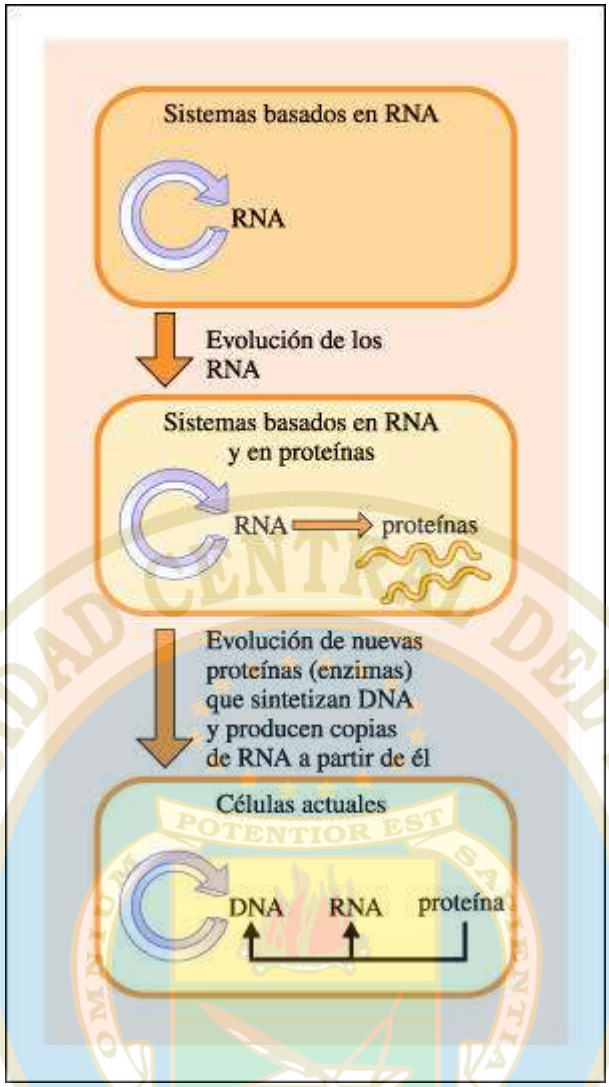
Estos agregados plurimoleculares fueron progresivamente capaces de intercambiar materia y energía con el ambiente. En estas estructuras coloidales -a las que Oparin llemó coacervados (en cuyo interior podían optimizarse ciertas reacciones) se habría desarrollado un metabolismo sencillo, punto de partida de todo el mundo viviente.

Con estos sistemas se pasó a una nueva etapa, la de evolución prebiológica. Los sistemas constituyen un nuevo nivel de organización en el proceso del origen de la vida, lo que implica el establecimiento de nuevas leyes. En los sistemas químicos modernos, ya sea en el laboratorio o en el organismo vivo, las moléculas y los agregados más estables tienden a sobrevivir, y los menos estables son transitorios. De igual modo, dado que los sistemas presentaban heterogeneidad, los agregados que tenían mayor estabilidad química en las condiciones prevalecientes en la Tierra primitiva habrían tendido a sobrevivir.

S. Miller aportó las primeras evidencias experimentales 29 años después de que Oparin publicara su teoría. Los experimentos de laboratorio han mostrado que, en estas condiciones, pueden formarse los tipos de moléculas orgánicas características de los sistemas vivos. Otros experimentos han sugerido el tipo de procesos por los cuales agregados de moléculas orgánicas pudieron haber formado estructuras semejantes a células, separadas de su ambiente por una membrana y capaces de mantener su integridad química y estructural. En el marco de la teoría de Oparin, se desarrollaron modelos alternativos, entre otros, el de Sidney W. Fox quien obtuvo estructuras proteicas limitadas por membrana -llamadas microesferas proteinoides- que podían llevar a cabo algunas reacciones químicas análogas a las de las células vivas.

Si bien estas microesferas no son células vivas, su formación sugiere los tipos de procesos que podrían haber dado origen a entidades proteicas con mantenimiento autónomo, distintas de su ambiente y capaces de llevar a cabo las reacciones químicas necesarias para mantener su integridad física y química.

Todos los biólogos acuerdan en que la forma ancestral de vida necesitaba un rudimentario manual de instrucciones que pudiera ser copiado y transmitido de generación en generación. La propuesta más aceptada es que el RNA habría sido el primer polímero en realizar las tareas que el DNA y las proteínas llevan a cabo actualmente en las células. Por errores de copia en su duplicación habría aparecido una inmensa variedad de RNA; más tarde, estas moléculas pasaron a ejercer control sobre la síntesis de proteínas. En una etapa ulterior, las proteínas habrían reemplazado al RNA en la función de acelerar las reacciones químicas. Mediante un proceso aún no esclarecido, la función de almacenar la información genética habría sido transferida del RNA al DNA, que es menos susceptible a la degradación química.



Posible camino de la evolución de sistemas simples autorreplicantes de moléculas de RNA hasta las células actuales, en las cuales el DNA almacena la información genética y el RNA actúa como un intermediario en la síntesis de proteínas.

Posteriormente, estas moléculas autorreplicantes se habrían introducido dentro de compartimientos. Uno de los mayores interrogantes que permanece abierto es cómo se produjo el pasaje de la química prebiótica a la aparición de la vida. Hasta el día de hoy los científicos no han podido transformar en el laboratorio la materia no viva en una célula funcional.

Sobre la base de los estudios astronómicos y de las exploraciones llevadas a cabo por vehículos espaciales no tripulados, parece que sólo la Tierra, entre los planetas de nuestro sistema solar, sustenta vida. Las condiciones en la Tierra son ideales para los sistemas vivos basados en moléculas que contienen carbono.

Frente a las controversias sobre el origen de la vida, algunos científicos reconocidos postularon que hasta las formas de vida más simples son demasiado complejas para haber surgido mediante reacciones químicas al azar en el seno de una sopa oceánica y ubicaron el origen de la vida en el espacio interestelar.

Sin embargo, la vida podría ser muy distinta de como nosotros la conocemos. En el caso de que la vida hubiera surgido en Marte en forma independiente, no habría por qué esperar que ésta compartiera sus rasgos con la de los seres vivos terrestres. El

fenómeno de la vida podría haber sido resultado de una combinación inimaginable de moléculas desconocidas y con propiedades diferentes.

La uniformidad que subyace a la vida en la Tierra -notablemente, todos los organismos comparten un mecanismo de transmisión genética común basado en el DNA- sugiere que toda la vida actual desciende de un único ancestro y, aunque no sería imposible que hubieran existido otras formas de vida que se extinguieron sin dejar rastros, no existen evidencias de ellas, ni siquiera por un breve período.

Heterótrofos y autótrofos

La energía que produjeron las primeras moléculas orgánicas provino de una variedad de fuentes existentes en la Tierra primitiva y en su atmósfera: calor, radiaciones ultravioletas y perturbaciones eléctricas. Cuando aparecieron las primeras células primitivas, o estructuras semejantes a células, requirieron un aporte continuo de energía para mantenerse, crecer y reproducirse. El modo como estas células obtuvieron la energía actualmente es objeto de una discusión vivaz.

Los organismos modernos y las células de las cuales están compuestos pueden satisfacer sus requerimientos energéticos en una de dos formas. Los heterótrofos son organismos que dependen de fuentes externas de moléculas orgánicas para obtener su energía y sus moléculas estructurales.

Todos los animales y los hongos, así como muchos organismos unicelulares, son heterótrofos. Los autótrofos, por contraste, se "autoalimentan". No requieren moléculas orgánicas procedentes de fuentes externas para obtener su energía o para usarlas como pequeñas moléculas de tipo estructural; en cambio, son capaces de sintetizar sus propias moléculas orgánicas ricas en energía a partir de sustancias inorgánicas simples. La mayoría de los autótrofos, incluyendo las plantas y varios tipos diferentes de organismos unicelulares, realizan fotosíntesis, lo que significa que la fuente de energía para sus reacciones de síntesis es el Sol. Ciertos grupos de bacterias, sin embargo, son quimiosintéticas; estos organismos capturan la energía liberada por reacciones inorgánicas específicas para impulsar sus procesos vitales, incluyendo la síntesis de las moléculas orgánicas necesarias.

Tanto los heterótrofos como los autótrofos parecen estar representados entre los microfósiles más antiguos. Se ha postulado durante largo tiempo que la primera célula viva fue un heterótrofo extremo. Sin embargo, descubrimientos recientes han planteado la posibilidad de que las primeras células hayan sido autótrofas, quimiosintéticas o fotosintéticas antes que heterótrofas. Se han descubierto varios grupos diferentes de bacterias quimiosintéticas que hubieran sido muy adecuadas para las condiciones que prevalecían en la joven Tierra.

Algunas de estas bacterias son habitantes de los pantanos, mientras que otras se han encontrado en profundas trincheras oceánicas, en áreas donde los gases escapan por las fisuras de la corteza terrestre. Hay evidencia de que estas bacterias representan los sobrevivientes de grupos muy antiguos de organismos unicelulares.

Aunque los biólogos aún no han podido resolver el problema acerca de si las primeras células fueron heterótrofas o autótrofas, es seguro que sin la evolución de los autótrofos la vida en la Tierra pronto habría llegado a su fin.

En los más de 3.500 millones de años transcurridos desde que apareció la vida, los autótrofos más exitosos (o sea, aquellos que han dejado la mayor cantidad de descendencia y se han diversificado en la mayor variedad de formas) han sido los

que desarrollaron un sistema para hacer uso directo de la energía solar en el proceso de fotosíntesis. Con el advenimiento de la fotosíntesis, el flujo de energía en la biosfera asumió su forma dominante moderna: la energía radiante del Sol, canalizada por medio de los autótrofos fotosintéticos pasa a todas las otras formas de vida.

Procariotas y eucariotas

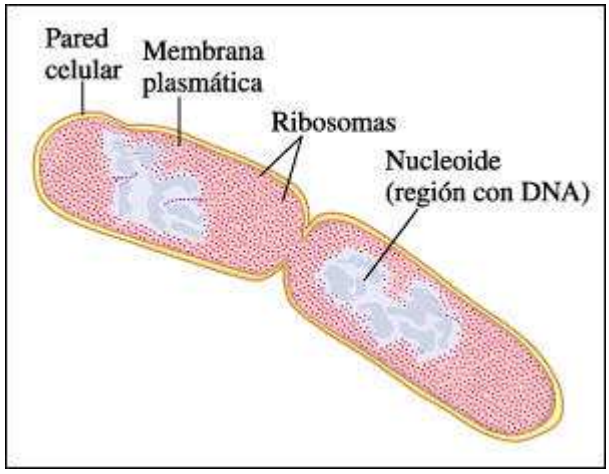
Todas las células comparten dos características esenciales. La primera es una membrana externa, la membrana celular -o membrana plasmática- que separa el citoplasma de la célula de su ambiente externo. La otra es el material genético -la información hereditaria- que dirige las actividades de una célula y le permite reproducirse y transmitir sus características a la progenie.

Existen dos tipos fundamentalmente distintos de células, las procariotas y las eucariotas. En las células procarióticas, el material genético se encuentra en forma de una molécula grande y circular de DNA a la que están débilmente asociadas diversas proteínas. En las células eucarióticas, por el contrario, el DNA es lineal y está fuertemente unido a proteínas especiales. Dentro de la célula eucariótica, el material genético está rodeado por una doble membrana, la envoltura nuclear, que lo separa de los otros contenidos celulares en un núcleo bien definido. En las procariotas, el material genético no está contenido dentro de un núcleo rodeado por una membrana, aunque está ubicado en una región definida llamada nucleoide.

En el citoplasma se encuentra una gran variedad de moléculas y complejos moleculares. Por ejemplo, tanto los procariotas como los eucariotas contienen complejos proteicos y de RNA llamados ribosomas que desempeñan una función clave en la unión de los aminoácidos individuales durante la síntesis de proteínas. Las moléculas y complejos moleculares están especializados en determinadas funciones celulares. En las células eucarióticas, estas funciones se llevan a cabo en una gran variedad de estructuras rodeadas por membranas -llamadas organelas- que constituyen distintos compartimientos internos dentro del citoplasma. Entre las organelas se destacan los peroxisomas que realizan diversas funciones metabólicas; las mitocondrias, centrales energéticas de las células y, en las algas y células vegetales, los plástidos como los cloroplastos, donde acontece la fotosíntesis.

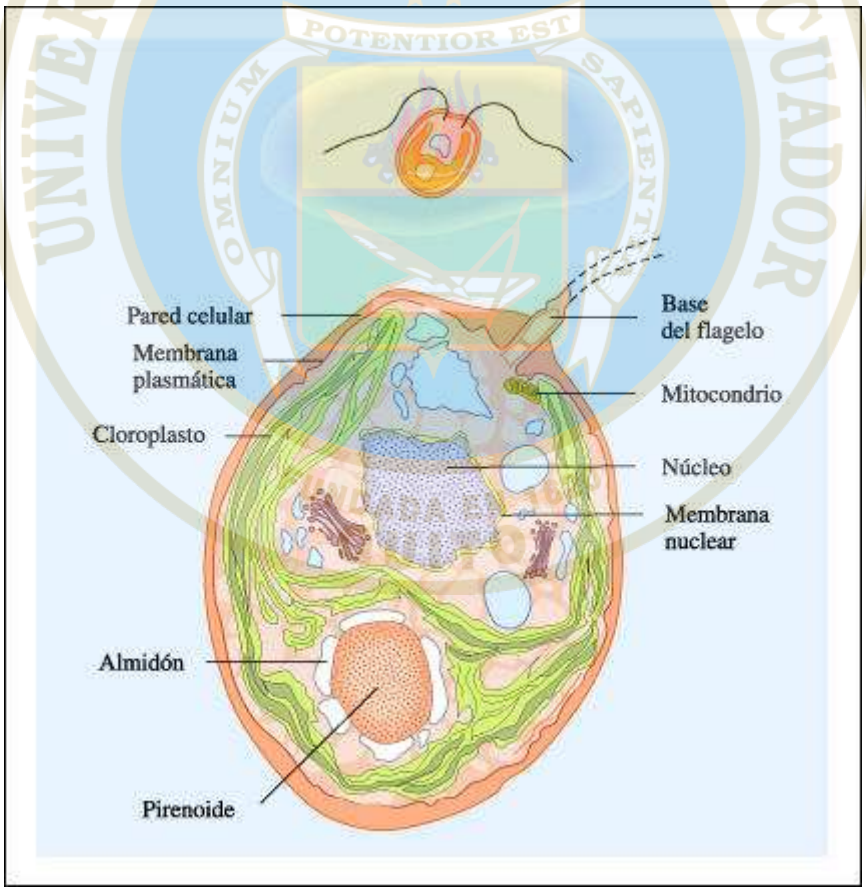
La membrana celular de los procariotas está rodeada por una pared celular externa que es elaborada por la propia célula. Ciertas células eucarióticas, incluyendo las de las plantas y hongos, tienen una pared celular, aunque su estructura es diferente de la de las paredes celulares procarióticas. Otras células eucarióticas, incluyendo las de nuestros propios cuerpos y las de otros animales, no tienen paredes celulares. Otro rasgo que distingue a los eucariotas de los procariotas es el tamaño: las células eucarióticas habitualmente son de mayor tamaño que las procarióticas.

En las células eucarióticas, ciertas proteínas se organizan formando intrincadas estructuras que dan lugar a una especie de esqueleto interno, el citoesqueleto, que aporta sostén estructural y posibilita el movimiento celular.
Algunos ejemplos de células procariotas son la bacteria Escherichia coli y las cianobacterias, grupo de procariotas fotosintéticos llamadas antes algas azules. Un eucariota fotosintético unicelular es el alga Chlamydomonas.



Esquema de Escherichia coli.

La Escherichia coli es un procariota heterotrófico que resulta ser el más estudiado de todos los organismos vivos. El material genético (DNA) se encuentra en la zona más clara, en el centro de cada célula. Esta región no delimitada por membrana se llama nucleoide. Los pequeños granos del citoplasma son los ribosomas. Las dos células del centro se acaban de dividir y todavía no se han separado completamente.



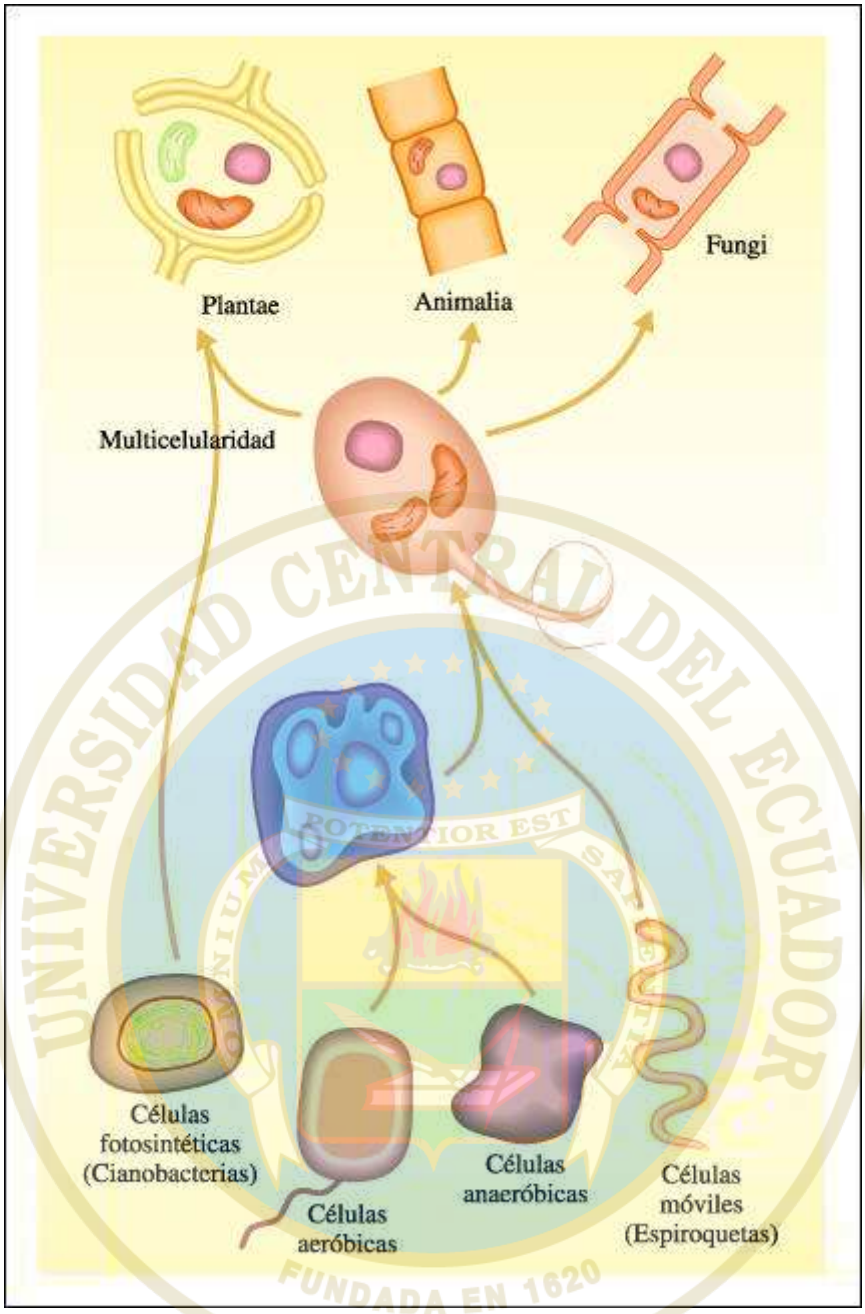
Esquema de Chlamydomonas.

La comparación entre los dos tipos de células ponen de manifiesto la mayor complejidad de las células eucarióticas frente a las procarióticas. Sin embargo,

ambas comparten muchas semejanzas en su funcionamiento, lo que no deja dudas acerca de su parentesco. Los científicos han podido establecer que, en algún momento de la historia de la Tierra, diversos tipos de eucariotas se escindieron de un tronco procariótico, formando ramas que evolucionaron de manera independiente.

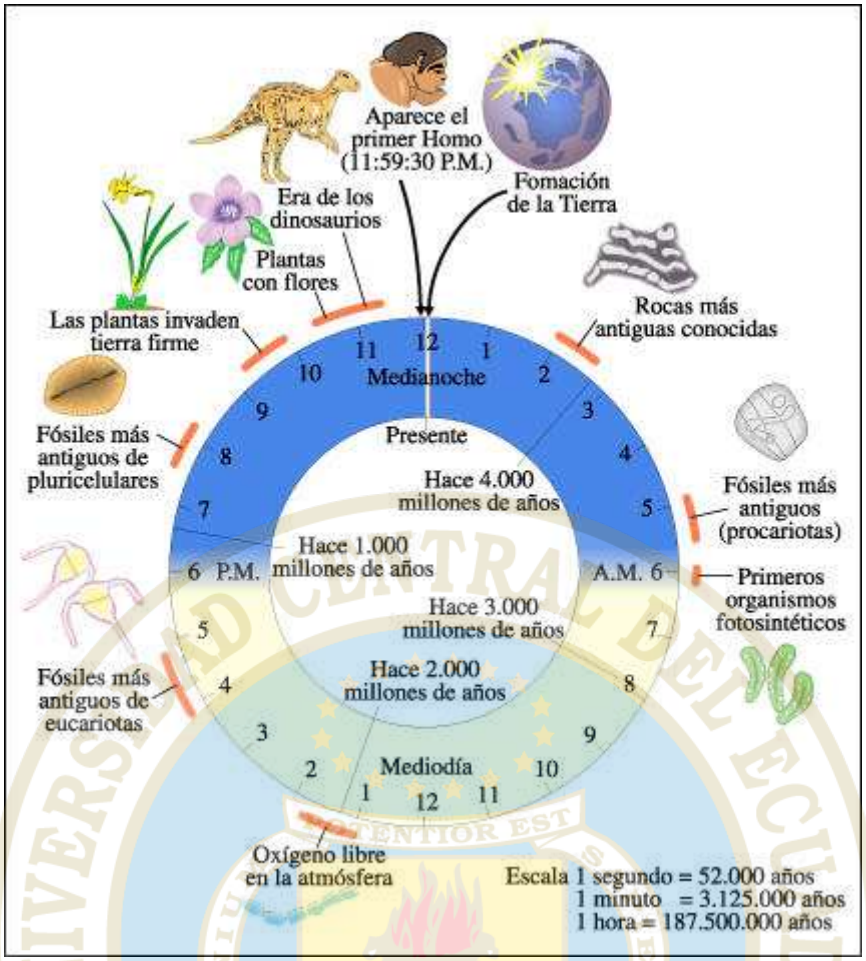
El paso de los procariotas a los primeros eucariotas (los protistas) fue una de las transiciones evolutivas principales sólo precedida en orden de importancia por el origen de la vida. La cuestión de cómo ocurrió esta transición es actualmente objeto de viva discusión. Una hipótesis interesante, que gana creciente aceptación, es que se originaron células de mayor tamaño, y más complejas, cuando ciertos procariotas comenzaron a alojarse en el interior de otras células.

La investigadora L. Margulis propuso el primer mecanismo para explicar cómo pudo haber ocurrido esta asociación. La llamada "teoría endosimbiótica" (endo significa interno y simbionte se refiere a la relación de beneficio mutuo entre dos organismos) intenta explicar el origen de algunas organelas eucarióticas. Hace aproximadamente 2.500 millones de años, cuando la atmósfera era ya rica en oxígeno como consecuencia de la actividad fotosintética de las cianobacterias, ciertas células procarióticas habrían adquirido la capacidad de utilizar este gas para obtener energía de sus procesos metabólicos. La capacidad de utilizar el oxígeno habría conferido una gran ventaja a estas células aeróbicas, que habrían prosperado y aumentado en número. En algún momento, estos procariotas aeróbicos habrían sido fagocitados por células de mayor tamaño, sin que se produjera una digestión posterior. Algunas de estas asociaciones simbióticas habrían sido favorecidas por la presión selectiva: los pequeños simbiontes aeróbicos habrían hallado nutrientes y protección en las células hospedadoras a la vez que éstas obtenían los beneficios energéticos que el simbionte les confería. Estas nuevas asociaciones pudieron conquistar nuevos ambientes. Así, las células procarióticas, originalmente independientes, se habrían transformado en las actuales mitocondrias, pasando a formar parte de las flamantes células eucarióticas.



Esquema que representa la posible secuencia de eventos que dieron origen a diversas células eucarióticas.

Investigaciones recientes sugieren que la relación metabólica entre los miembros del par simbiótico podría haber sido diferente de lo postulado por Margulis. En la actualidad, varias líneas de evidencia sustentan la teoría de la endosimbiosis. De forma análoga, se cree que los procariotas fotosintéticos ingeridos por células no fotosintéticas de mayor tamaño fueron los precursores de los cloroplastos. Por medio de la hipótesis endosimbiótica, Margulis también explica el origen de cilias y flagelos por la simbiosis de ciertas células con espiroquetas de vida libre.
La mayor complejidad de la célula eucariótica la dotó de un número de ventajas que finalmente posibilitaron la evolución de organismos multicelulares.



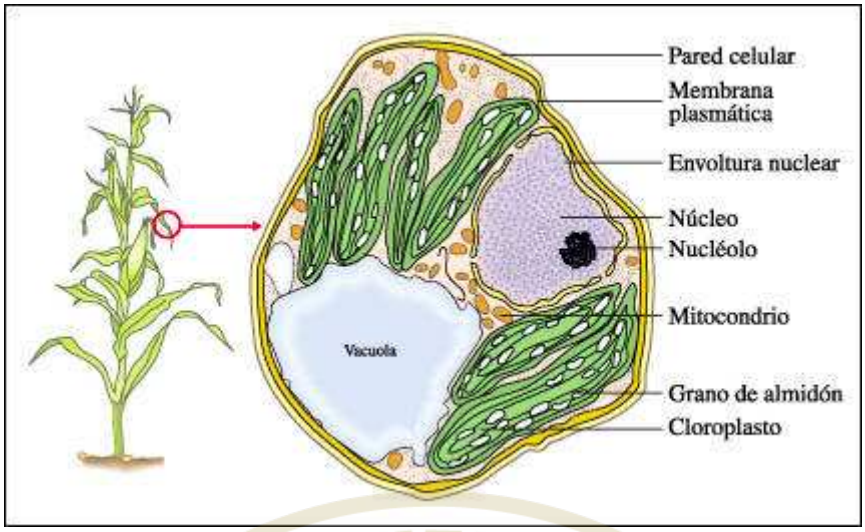
Representación del tiempo biológico en horas.

La figura anterior muestra, condensados en un día, los sucesos más importantes de la historia biológica durante los 4.600 millones de años de la Tierra. La vida aparece relativamente temprano, antes de las 6 de la mañana, en una escala de tiempo de 24 horas. Los primeros seres pluricelulares no surgen hasta bien entrada la tarde, y Homo, el género al cual pertenecemos los humanos, hace su aparición casi al acabar el día, a sólo 30 segundos de medianoche.

Los primeros organismos multicelulares hicieron su aparición hace apenas 750 millones de años y se cree que los principales grupos (hongos, plantas y animales) evolucionaron a partir de diferentes tipos de eucariotas unicelulares.

Las células de los organismos multicelulares están especializadas para llevar a cabo una función bastante limitada en la vida del organismo. Sin embargo, cada una sigue siendo notablemente una unidad con mantenimiento autónomo.

Nótese cuán similar es una célula de una hoja de una planta de maíz a una Chlamydomona. Esta célula vegetal también es fotosintética y satisface sus propias necesidades de energía a partir de la luz del Sol. No obstante, a diferencia del alga, es parte de un organismo multicelular y depende de otras células para obtener agua, minerales, protección contra la desecación y otras necesidades.



Esquema de células de una hoja de maíz.

El núcleo de esta hoja de maíz puede verse a un lado en la célula central. El material granulado del núcleo es la cromatina. Contiene DNA asociado con las proteínas histonas. El nucléolo es la región del núcleo donde se sintetizan los componentes de RNA ribosómico. Obsérvese que las mitocondrias y los cloroplastos se encuentran envueltos por membranas. La vacuola, una región llena de líquido rodeada por una membrana, y la pared celular son características de las células vegetales y no se encuentran en los animales. Como puede verse por comparación, esta célula es muy parecida a Chlamydomonas.

El cuerpo humano, constituido por billones de células individuales, está compuesto, cuando menos, por 200 tipos diferentes de células, cada una especializada para su función particular, pero todas trabajando como un conjunto cooperativo.
Los organismos se agrupan en tres categorías principales llamadas dominios (Bacteria, Archaea y Eukarya). Dentro del dominio de los Eukarya seencuentran los reinos protistas, hongos, plantas y animales, todos ellos eucariontes. Los organismos pertenecientes al dominio Bacteria incluyen el reino de las Eubacterias. En el dominio Archaea se pueden mencionar las archeobacterias acidófilas, termoplasmales y metanobacterias. Tanto las Eubacterias como las Archeobacterias son procariontes.

Los procariotas son esencialmente unicelulares, aunque en algunos tipos las células forman racimos, filamentos o cadenas; este reino incluye formas quimiosintéticas, fotosintéticas y heterótrofas. Los protistas son un grupo diverso de organismos eucarióticos unicelulares y algunos multicelulares simples; incluyen tanto heterótrofos como autótrofos fotosintéticos. Los hongos, las plantas y los animales son organismos eucarióticos multicelulares. Todos los animales y hongos son heterótrofos, mientras que todas las plantas, con unas pocas excepciones curiosas (como la pipa india o monótropa y la cuscuta, que son parásitas) son autótrofos fotosintéticos. Sin embargo, dentro del cuerpo de una planta multicelular, algunas de las células son fotosintéticas, como las células de una hoja, y algunas son heterótrofas, como las células de una raíz. Las células fotosintéticas suministran sacarosa a las células heterótrofas de la planta.

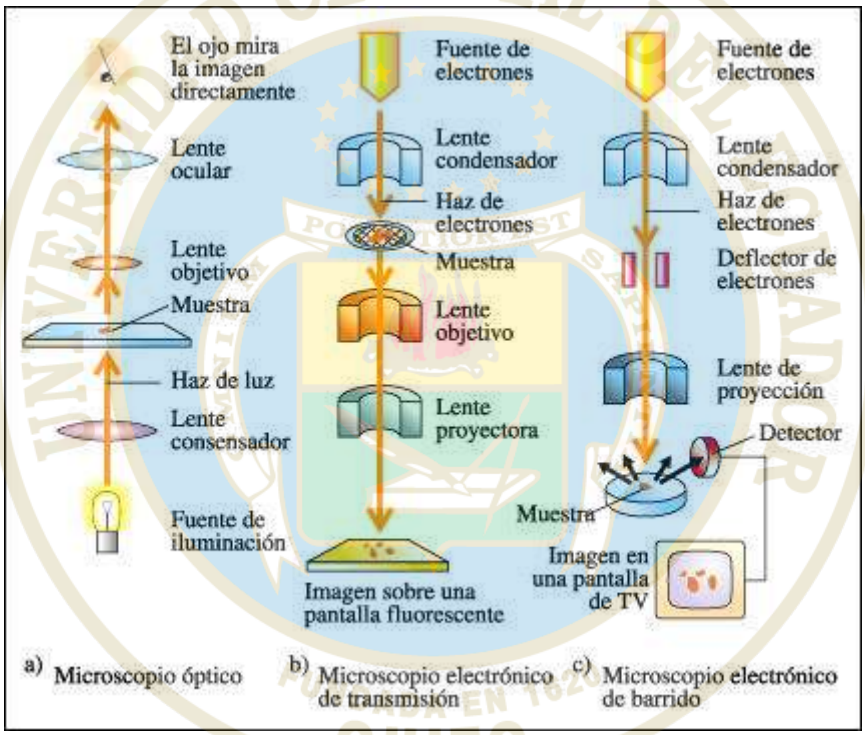
Visita al mundo celular

El ojo humano sólo tiene un poder de resolución de aproximadamente 1/10 milímetros o 100 micrómetros. El poder de resolución es una medida de la

capacidad para distinguir un objeto de otro; es la distancia mínima que debe haber entre dos objetos para que sean percibidos como objetos separados.

La mayoría de las células eucarióticas miden entre 10 y 30 micrómetros de diámetro, entre 3 y 10 veces menos que el poder de resolución del ojo humano; las células procarióticas son aun más pequeñas. Para distinguir células individuales, y con mayor razón las estructuras que las componen, debemos usar instrumentos que suministren una mejor resolución. La mayor parte del conocimiento actual acerca de la estructura celular se obtuvo con la ayuda de tres tipos diferentes de instrumentos: el microscopio óptico o fotónico, el microscopio electrónico de transmisión y el microscopio electrónico de barrido.

Las lentes que focalizan la luz en el microscopio óptico son de vidrio o de cuarzo; las de los microscopios electrónicos son electroimanes. Tanto en el microscopio óptico como en el electrónico de transmisión, el rayo de iluminación atraviesa la muestra. En el microscopio electrónico de barrido, se refleja sobre la superficie de la muestra.



Comparación entre diversos tipos de microscopios.

Los mejores microscopios ópticos tienen un poder de resolución de 0,2 micrómetros, o 200 nanómetros, aproximadamente 500 veces mayor que el del ojo. Con el microscopio óptico podemos distinguir las estructuras más grandes dentro de las células eucarióticas y también células procarióticas individuales. Sin embargo, no podemos observar la estructura interna de las células procarióticas ni distinguir entre las estructuras más finas de las células eucarióticas.

Con el microscopio electrónico de transmisión, el poder de resolución aumentó cerca de 1.000 veces respecto del microscopio óptico. Esto se logra utilizando "iluminación" de una longitud de onda mucho más corta, que consiste en haces de electrones en lugar de rayos de luz. Las áreas del espécimen que permiten la transmisión de más electrones ("regiones electrotransparentes") aparecen brillantes y las áreas que dispersan los electrones ("regiones electroopacas") son oscuras. La

microscopia electrónica de transmisión suministra en la actualidad un poder de resolución de aproximadamente 0,2 nanómetros, unas 500 mil veces mayor que el del ojo humano. Esa medida equivale más o menos al doble del diámetro de un átomo de hidrógeno.

El poder de resolución del microscopio electrónico de barrido sólo es de aproximadamente 10 nanómetros; sin embargo este instrumento se ha transformado en una herramienta valiosa para los biólogos. En la microscopia electrónica de barrido los electrones que se registran provienen de la superficie del espécimen y no de un corte a través de éste. Las variaciones en la superficie del espécimen afectan el patrón con que se dispersan los electrones; los huecos y fisuras aparecen oscuros y las protuberancias y crestas son claras.

La imagen que finalmente se observa sobre una pantalla de televisión sugiere al observador sensaciones de relieve que corresponden en muy buena aproximación a la topografía de la muestra observada. Se obtienen así representaciones tridimensionales vívidas de las células y de las estructuras celulares, lo cual compensa, en parte, su resolución limitada.

Para ser observadas, las muestras deben ser sometidas a un tratamiento previo. Tanto en el microscopio óptico como en el microscopio electrónico de transmisión, la formación de una imagen con un contraste perceptible exige que diferentes partes de la célula difieran en su transparencia al haz de iluminación, ya sean rayos de luz o electrones. Las partes del espécimen que permiten el paso de la luz o de los electrones aparecen brillantes, mientras que las partes que bloquean el paso del haz de iluminación aparecen oscuras. En el microscopio electrónico de barrido la intensidad de la señal de electrones dispersados por la muestra depende de la inclinación local de la superficie de ésta con respecto al haz. Así, un borde agudo o saliente genera una mayor dispersión de electrones hacia el detector y aparece más claro que una fisura o un hueco. Este hecho posibilita interpretar una micrografía electrónica de manera análoga a una micrografía óptica.

Las células vivas y sus partes componentes son, no obstante, casi completamente transparentes a la luz porque el 70% del peso de las células, aproximadamente, corresponde al agua, a través de la cual la luz pasa fácilmente. Más aun, el agua y las moléculas mucho más grandes que forman estructuras celulares se componen de pequeños átomos de peso atómico bajo (CHNOPS). Estos átomos son relativamente transparentes a los electrones, que son desviados fuertemente por los átomos de peso atómico elevado, como los de los metales pesados. Para crear suficiente contraste cuando se usa el microscopio óptico, las células deben ser tratadas con colorantes u otras sustancias que se adhieran diferencialmente a componentes subcelulares específicos, o reaccionen con ellos, produciendo regiones de opacidad diferente. Para el microscopio electrónico los especímenes se tratan por lo general con compuestos de metales pesados.

Los especímenes que serán estudiados usando un microscopio óptico convencional o un microscopio electrónico de transmisión deben ser fijados, teñidos, deshidratados (para el microscopio electrónico), incluidos y seccionados en cortes finos. Las réplicas de las superficies generalmente se preparan cuando se las quiere estudiar con el microscopio electrónico de barrido.

Para observar células vivas se usan otras técnicas microscopios de contraste de fase y de interferencia diferencial, sistemas ópticos especialmente diseñados que intensifican la escasa interferencia y proporcionan un mayor contraste. La resolución de estos microscopios es limitada, como ocurre en un microscopio óptico

común, pero suministran una perspectiva diferente de la célula viva, mostrando aspectos difíciles de detectar con otros sistemas.

Una técnica usada con frecuencia para observar las células vivas es la microscopia de campo oscuro. El haz de iluminación llega a la muestra desde el costado y los sistemas de lentes detectan la luz reflejada por el espécimen, que aparece como un objeto brillante contra un fondo oscuro. Los rasgos de las células que son invisibles en otras microfotografías, a menudo adquieren gran relieve en las de campo oscuro.

En la actualidad se está produciendo un rápido progreso en el uso de otras técnicas microscópicas; por ejemplo, acoplando cámaras de televisión a los microscopios ópticos es posible efectuar las observaciones en la pantalla y grabarlas en una cinta de video o en una computadora personal. Se puede reducir el "ruido" de fondo, mejorar el contraste e intensificar aspectos particulares ajustando los controles (o ejecutando determinadas operaciones con software especialmente diseñado para tal fin). Las técnicas de televisión aplicadas al estudio de la célula viva revelan procesos no vistos previamente dentro de la célula.



El cuarto Blanco - Biblioteca Web

Capítulo 5. Cómo estan organizadas las células

En la naturaleza existe una sorprendente diversidad de tipos celulares que, a la vez, tienen una notable similitud. Cada célula es capaz de llevar a cabo esencialmente los mismos procesos: obtener y asimilar nutrientes, eliminar los residuos, sintetizar nuevos materiales para la célula y, en muchos casos, moverse y reproducirse.

Las células son las unidades básicas de la estructura y función biológicas pero pueden diferir grandemente en su tamaño y forma. El tamaño de las células está limitado por la relación entre superficie y volumen; cuanto mayor es la superficie de una célula en proporción a su volumen, mayor será la cantidad de materiales que pueden entrar o salir de ella en un espacio de tiempo dado. El tamaño celular también está limitado por la capacidad del núcleo para regular las actividades celulares. Las células metabólicamente más activas tienden a ser pequeñas.

Las células tienen una compleja arquitectura interna que les permite realizar todas sus funciones. En las células eucarióticas existe una variedad de estructuras internas, las organelas, que son similares o, en algunos casos, idénticas de una célula a otra en una amplia gama de tipos celulares.

Las células están separadas del medio circundante por una membrana celular. Esta membrana restringe el paso de sustancias de afuera hacia el interior y viceversa, y protege de esta manera su integridad estructural y funcional. Las células de las plantas, de la mayoría de las algas, hongos y procariotas, están además separadas del ambiente por una pared celular elaborada por las células mismas.

El núcleo de las células eucarióticas está separado del citoplasma por la envoltura nuclear, formada por dos bicapas lipídicas. Los poros de la envoltura nuclear suministran los canales a través de los cuales pasan las moléculas desde y hacia el citoplasma. El núcleo contiene el material genético, los cromosomas, que, cuando la célula no está dividiéndose, existen en una forma extendida llamada cromatina. Al actuar juntamente con el citoplasma, el núcleo ayuda a regular las actividades de la célula.

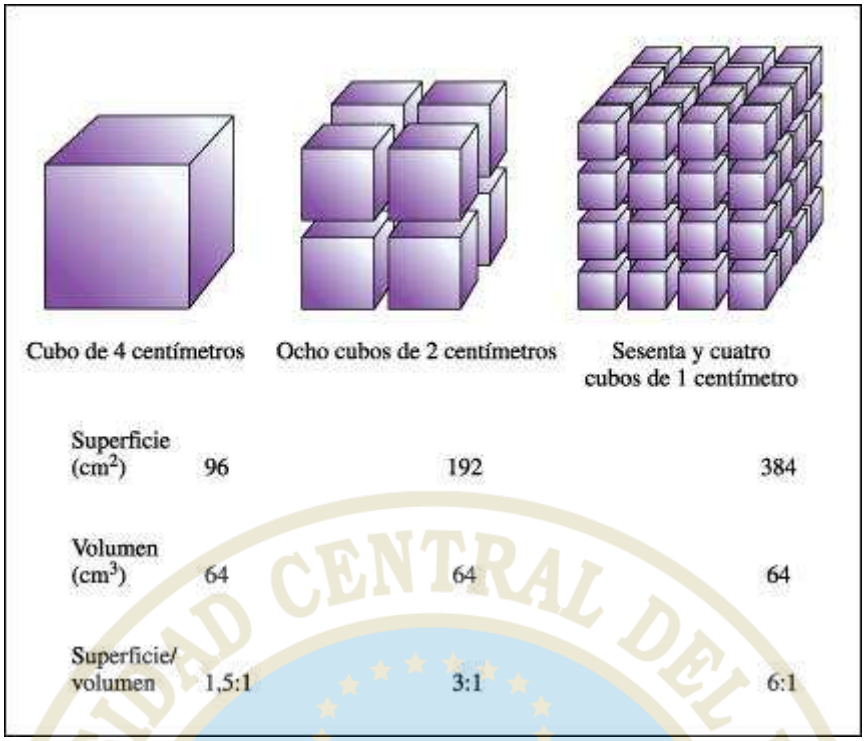
El citoplasma de la célula es una solución acuosa concentrada que contiene enzimas, moléculas disueltas e iones -además de organelas en el caso de las células eucarióticas- que desempeñan funciones especializadas en la vida de la célula. Las células eucarióticas contienen una gran cantidad de organelas, la mayoría de las cuales no existen en las células procarióticas.

El citoplasma eucariótico tiene un citoesqueleto que sirve de soporte e incluye microtúbulos, filamentos de actina y filamentos intermedios. El citoesqueleto mantiene la forma de la célula, le permite moverse, fija sus organelas y dirige su tránsito.

Tamaño y forma celular

La mayoría de las células que constituyen el cuerpo de una planta o de un animal miden entre 10 y 30 micrómetros de diámetro. La principal restricción al tamaño de la célula es la que impone la relación entre el volumen y la superficie. Las sustancias como el oxígeno, el dióxido de carbono, los iones, los nutrientes y los productos de desecho que entran y salen de una célula viva deben atravesar su superficie, delimitada por una membrana. Estas sustancias son los materiales simples y los productos del metabolismo celular que representa el total de las actividades químicas en las que se encuentra comprometida una célula. Cuanto más activo es el metabolismo celular, más rápidamente deben intercambiarse los materiales con el ambiente para que la célula siga funcionando. En células grandes, la relación superficie-volumen es menor que en células más chicas, es decir, las células de mayor tamaño disponen de una superficie de intercambio con el medio ambiente proporcionalmente menor.

El cubo de 4 centímetros, los ocho cubos de 2 centímetros y los sesenta y cuatro cubos de 1 centímetro, tienen el mismo volumen total. Sin embargo, a medida que el volumen se divide en unidades más pequeñas, la cantidad total de superficie se incrementa al igual que la relación superficie a volumen. Por ejemplo, la superficie total de los sesenta y cuatro cubos de 1 centímetro es 4 veces mayor que la superficie del cubo de 4 centímetros y la relación superficie a volumen en cada cubo de 1 centímetro es 4 veces mayor que la del cubo de 4 centímetros. De modo similar, las células más pequeñas tienen una mayor relación de superficie a volumen que las células más grandes. Esto significa, no sólo más superficie de membrana a través de la cual los materiales pueden entrar en la célula o salir de ella, sino también menos materia viva para atender y distancias más cortas a recorrer por los materiales en el interior de la célula.



La relaión superficie-volumen en función del tamaño celular.

Por ese motivo y, dado que una célula más grande requiere del intercambio de cantidades mayores de materiales para satisfacer sus necesidades, el tamaño de las células se ve así limitado. Una estrategia que permite aumentar la superficie de intercambio con el entorno es el plegamiento de la membrana.

Una segunda limitación al tamaño de una célula eucariótica parece estar relacionada con la capacidad del núcleo el centro de control de la célula- para suministrar suficientes copias de moléculas con la información necesaria para regular los procesos que ocurren en una célula grande, metabólicamente activa.

No es sorprendente que las células con un metabolismo más activo sean habitualmente pequeñas. Al igual que las gotas de agua y las burbujas de jabón, las células tienden a ser esféricas. Sin embargo, a menudo tienen otras formas. Esto ocurre a causa de la existencia de las paredes celulares , encontradas en plantas, hongos y muchos organismos unicelulares. La forma de la célula también se debe a la adhesión y la presión de otras células o de superficies vecinas (como ocurre con las células del epitelio intestinal). También, la forma depende de la disposición de ciertos elementos estructurales internos, como el citoesqueleto, y está generalmente relacionada con las funciones especiales que esas células cumplen.

Organización subcelular

Las técnicas microscópicas modernas han confirmado que las células eucarióticas contienen una multitud de estructuras especializados en forma y función, y así desempeñan actividades particulares requeridas por la economía celular. Así como los órganos de los animales multicelulares trabajan juntos en sistemas de órganos, las organelas de las células están comprometidas en varias funciones cooperativas e interdependientes.
Las adquisiciones de los eucariotas marcaron muchas diferencias con sus predecesores procariotas. En las células procarióticas, todos los procesos ocurren

en un único compartimiento limitado por la membrana celular. Por el contrario, en las células eucarióticas existe una separación espacial de las funciones: el DNA se mantiene en un compartimiento separado, el núcleo, y en el citoplasma se encuentran distintas organelas, entre ellas las mitocondrias, presentes en todas las células eucarióticas, o los cloroplastos, presentes en células fotosintéticas. Es importante comprender que una célula no es una combinación fortuita de componentes, sino una entidad dinámica e integrada.

Comparación de características celulares en organismos de los distintos reino

Características nucleares					
Reino	**Eubacteria**	**Archaeabacteria**	**Protista**	**Fungi**	**Plantae**
Tipo celular	Procariótico			Eucariótico	
Envoltura Nuclear	✗			✓	
Cromosomas	Molécula de DNA única y continua			Múltiple, consistente en DNA e histor	

Características extracelulares					
Reino	**Eubacteria**	**Archaeabacteria**	**Protista**	**Fungi**	**Plantae**
Pared celular	Sin celulosa, (otros polisacáridos y peptido-glicanos)	Ausencia de peptidoglicanos	Presente en algunas formas, varios tipos	Quitina y otros polisacáridos celulósicos	Celulosa y otros polisacáridos
Membrana Celular	✓	Presente, con lípidos inusuales de distinta composición	✓	✓	✓

Citoplasma					
Reino	**Eubacteria**	**Archaeabacteria**	**Protista**	**Fungi**	**Plantae**
Ribosomas	Pequeños			Más grandes	
Retículo Endoplásmico	✗	✗	✓	✓	✓
Mitocondrias	✗	✗	Habitualmente presente	✓	✓
Plástidos	✗	✗	Presentes en alguna forma	✗	✓
Complejos de Golgi	✗	✓	✓	✓	✓
Lisosomas	✗	✗	Habitualmente presentes	Habitualmente presentes	Estructuras simila (compartimientos lisosómicos presentes)
Plástidos	✗	✗	Presentes en alguna forma	✗	✓
Complejos de Golgi	✗	✓	✓	✓	✓
Lisosomas	✗	✗	Habitualmente presentes	Habitualmente presentes	Estructuras simila (compartimientos lisosómicos presentes)
Peroxisomas	✗	✗	Frecuentemente presentes	Presentes en alguna forma	Habitualmente presentes
Vacuolas	✗	✗	✓	✓	Habitualmente un único vacuolo gra en la célula madu
Centríolos	✗	✗	Habitualmente presentes	✗	✗ presentes sólo en plantas con flor
Cilios o flagelos 9+2	✗	✗	Habitualmente presentes	✗	✗ presentes sólo en plantas con flor

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
OMNIUM POTENTIOR ESTO
FUNDADA EN 1620
QUITO

Cuadro 5

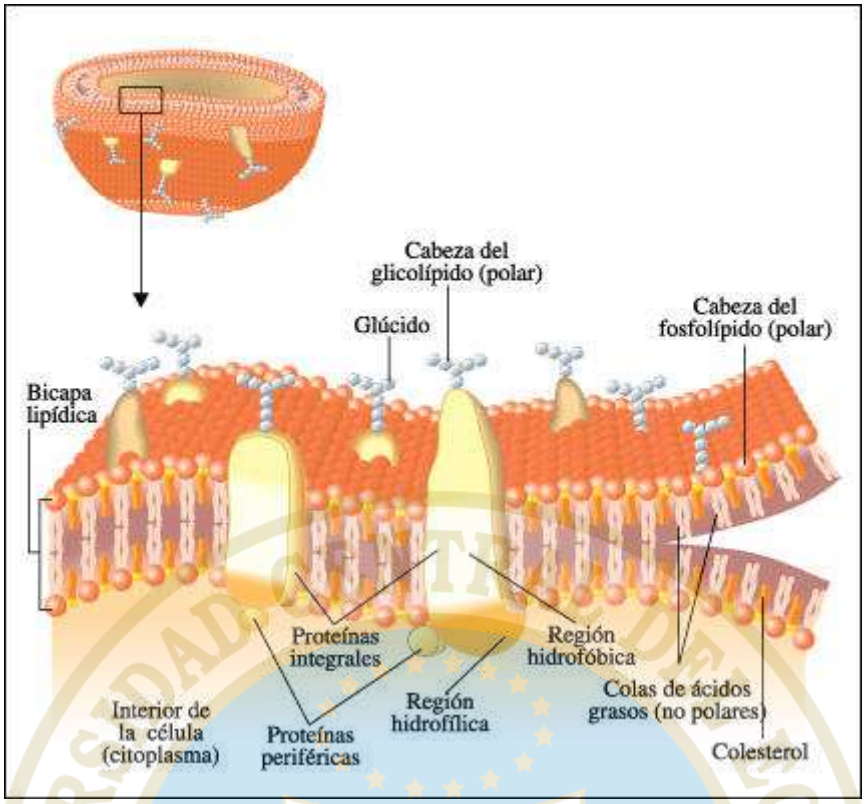
Límites celulares y subcelulares

Todas las células son básicamente muy semejantes. Todas tienen DNA como material genético, desempeñan los mismos tipos de reacciones químicas y están rodeadas por una membrana celular externa que se ajusta al mismo plan general, tanto en las células procarióticas como en las eucarióticas. La membrana celular -o plasmática- es esencial en la vida celular. No solamente define los límites de la célula, sino que además permite que la célula exista como una entidad diferente de su entorno. Esta membrana regula el tránsito de sustancias hacia fuera y hacia adentro de la célula. En las células eucarióticas, además, define los compartimientos y organelas, lo que permite mantener las diferencias entre su contenido y el citosol.

La membrana celular, como todas las membranas biológicas, consiste en una delgada capa de fosfolípidos y proteínas; tiene entre 7 y 9 nanómetros de grosor y no puede ser resuelta por el microscopio óptico. En cambio, con el microscopio electrónico, puede verse como una doble línea delgada y continua.

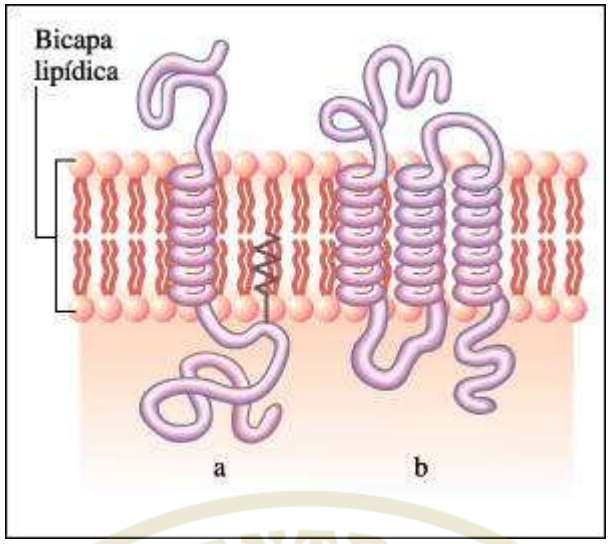
Las membranas están generalmente rodeadas por un medio acuoso, lo que hace que las moléculas de fosfolípidos se dispongan formando una bicapa. De acuerdo con el modelo del mosaico fluido, las membranas celulares, estructuras fluidas y dinámicas, se forman a partir de estas bicapas de fosfolípidos, en las cuales están embutidas moléculas de proteínas y de colesterol. Las moléculas de lípidos y proteínas pueden, en general, desplazarse lateralmente por la bicapa.

La disposición de los fosfolípidos en una bicapa en solución acuosa se debe a su particular estructura química. En el esquema, se indican los distintos componentes de las membranas biológicas: carbohidratos, colesterol, proteínas integrales y periféricas. En procariotas y algunos protistas, así como en plantas y hongos, no se encuentra colesterol. La estructura básica de la membrana es una red de moléculas fosfolipídicas, en las que se encuentran embutidas moléculas de colesterol y moléculas grandes de proteína. Las moléculas de fosfolípido están dispuestas en una bicapa, con sus colas hidrofóbicas apuntando hacia el interior y sus cabezas hidrofílicas de fosfato apuntando al exterior. Las moléculas de colesterol se encuentran insertas entre las colas hidrofóbicas. Las proteínas embutidas en la bicapa se conocen como proteínas integrales de membrana. Sobre la cara citoplasmática de la membrana, las proteínas periféricas de membrana se encuentran unidas a algunas de las proteínas integrales. La porción de la superficie de una molécula de proteína que se encuentra dentro de la bicapa lipídica es hidrofóbica; la porción de la superficie expuesta afuera de la bicapa es hidrofilica. Se cree que poros con superficies hidrofílicas atraviesan algunas de las moléculas de proteína. Entremezcladas con las moléculas de fosfolípidos de la capa externa de la bicapa se encuentran moléculas de glucolípidos. Las cadenas de carbohidratos unidas a los glucolípidos y a las proteínas que sobresalen de la cara exterior de la membrana están implicadas en la adhesión de las células entre sí y en el "reconocimiento" de moléculas en la superficie de la membrana.



Modelo de la membrana plasmática de una célula animal, determinado a partir de fotomicrografías electrónicas y datos

Las moléculas de proteína embutidas, que típicamente atraviesan la membrana, se conocen como proteínas integrales de membrana. Diferentes proteínas integrales desempeñan funciones diferentes; algunas son enzimas, otras son receptores y otras son proteínas de transporte. Las dos caras de la membrana difieren en composición química. Las dos capas generalmente tienen concentraciones diferentes de distintos tipos de moléculas lipídicas. En muchas clases de células, la capa externa es particularmente rica en moléculas de glucolípidos. Las cadenas de carbohidratos de estas moléculas -así como las cabezas fosfato de las moléculas de fosfolípidos- están expuestas sobre la superficie de la membrana; las colas hidrofóbicas de los ácidos grasos están dentro de la membrana. La composición de proteínas de las dos capas también difiere. En el lado citoplasmático de la membrana, hay moléculas de proteína adicionales, conocidas como proteínas periféricas de membrana, que están ligadas a parte de las proteínas integrales que sobresalen de la bicapa.



Esquema de dos configuraciones principales que han sido determinadas para las proteínas de las membranas.

La mayoría de las proteínas integrales presentan una de dos configuraciones básicas:

a. una hélice alfa y
b. una estructura globular terciaria, formada por segmentos repetidos de hélice alfa que se disponen en zig-zag a través de la membrana.

Los segmentos helicoidales están unidos por segmentos hidrofílicos irregulares de la cadena polipeptídica, que se extienden a cada lado de la membrana.

Una de las estructuras es una hélice alfa embutida en el interior hidrofóbico de la membrana, con porciones hidrofílicas menos regulares que se extienden a uno u otro lado y están, a menudo, extensamente plegadas en una intrincada estructura terciaria. La otra configuración se encuentra en moléculas globulares grandes que poseen estructuras cuaternarias o terciarias complejas, resultantes de "pasajes" repetidos a través de la membrana. Las porciones de estas proteínas embutidas en el interior hidrofóbico de la bicapa son segmentos de hélice alfa apretadamente enrollados. Aunque las superficies embutidas en contacto con la bicapa lipídica siempre son hidrofóbicas, las porciones interiores de algunas proteínas globulares son aparentemente hidrofílicas; esto permite la existencia de "poros" a través de los cuales ciertas sustancias polares pueden cruzar la membrana.

Las membranas celulares de eucariotas y procariotas, así como las de las organelas de células eucarióticas, tienen la misma estructura básica. Sin embargo, hay diferencias en los tipos de lípidos y, particularmente, en el número y tipo de proteínas y carbohidratos. Estas diferencias confieren a las membranas de diferentes tipos de células y de diferentes organelas propiedades únicas que pueden correlacionarse con diferencias en la función.

La mayoría de las membranas tiene aproximadamente 40% de lípidos y 60% de proteínas, aunque existe una variación considerable. Las proteínas, extremadamente diversas en su estructura, desempeñan una variedad de actividades y son las responsables de la mayoría de las funciones esenciales que cumplen las membranas biológicas. Algunas proteínas son enzimas y regulan reacciones químicas particulares; otras son receptores, implicados en el reconocimiento y unión de moléculas señalizadoras, tales como las hormonas; y

aun otras son proteínas de transporte, que desempeñan papeles críticos en el movimiento de sustancias a través de la membrana.

Una distinción fundamental entre las células animales y vegetales es que las células vegetales están rodeadas por una pared celular. La pared se encuentra por fuera de la membrana y es construida por la célula. Cuando una célula vegetal se divide, se forma una capa delgada de material aglutinante entre las dos células nuevas; ésta constituirá la laminilla media.

Formada por pectinas (los compuestos que constituyen el gel de las gelatinas) y por otros polisacáridos, la laminilla media mantiene juntas a células contiguas. Luego, cada célula vegetal construye su pared celular primaria a cada lado de la laminilla media. La pared primaria contiene, principalmente, moléculas de celulosa asociadas en haces de microfibrillas dispuestos en una matriz de polímeros viscosos.

En las plantas, el crecimiento tiene lugar, fundamentalmente, por alargamiento celular; estudios sobre el tema demostraron que en este proceso de alargamiento, la célula agrega nuevos materiales a sus paredes. Sin embargo, no crece igual en todas las direcciones; la forma final de una célula está determinada por la estructura de su pared celular.

A medida que la célula madura, puede constituirse una pared secundaria. Esta pared no es capaz de expandirse de la misma manera que la pared primaria; frecuentemente contiene otras moléculas, como la lignina, que sirven para reforzarla. En estas células, el material que en principio estaba vivo, a menudo muere, dejando solamente la pared externa como una obra arquitectónica de la célula. Las paredes celulares que contienen celulosa también se encuentran en muchas algas. Los hongos y los procariotas también tienen paredes celulares, pero usualmente no contienen celulosa.

Las paredes celulares procarióticas contienen polisacáridos y polímeros complejos conocidos como peptidoglicanos, formados a partir de aminoácidos y azúcares.

El núcleo

El núcleo es un cuerpo grande, frecuentemente esférico y, por lo común, es la estructura más voluminosa dentro de las células eucarióticas. Está rodeado por la envoltura nuclear, constituida por dos membranas concéntricas, cada una de las cuales es una bicapa lipídica. Estas dos membranas están separadas por un intersticio de unos 20 a 40 nanómetros pero, a intervalos frecuentes, las membranas se fusionan creando pequeños poros nucleares, por donde circulan los materiales entre el núcleo y el citoplasma.

En las células eucarióticas, el material genético -DNA- es lineal y está fuertemente unido a proteínas especiales llamadas histonas. Cada molécula de DNA con sus histonas constituye un cromosoma. Los cromosomas se encuentran en el núcleo. Cuando una célula no se está dividiendo, los cromosomas se ven como una maraña de hilos delgados, llamada cromatina. Cuando la célula se divide, la cromatina se condensa y los cromosomas se hacen visibles como entidades independientes. El cuerpo más conspicuo dentro del núcleo es el nucléolo. Hay típicamente dos nucléolos por núcleo. El nucléolo es el sitio en el que se construyen las subunidades que constituyen los ribosomas. Visto con el microscopio electrónico, el nucléolo aparece como un conjunto de delicados gránulos y fibras diminutas. Estos gránulos y fibras están constituidos por filamentos de cromatina, RNA ribosómico que está siendo sintetizado y partículas de ribosomas inmaduros. Los nucléolos pueden

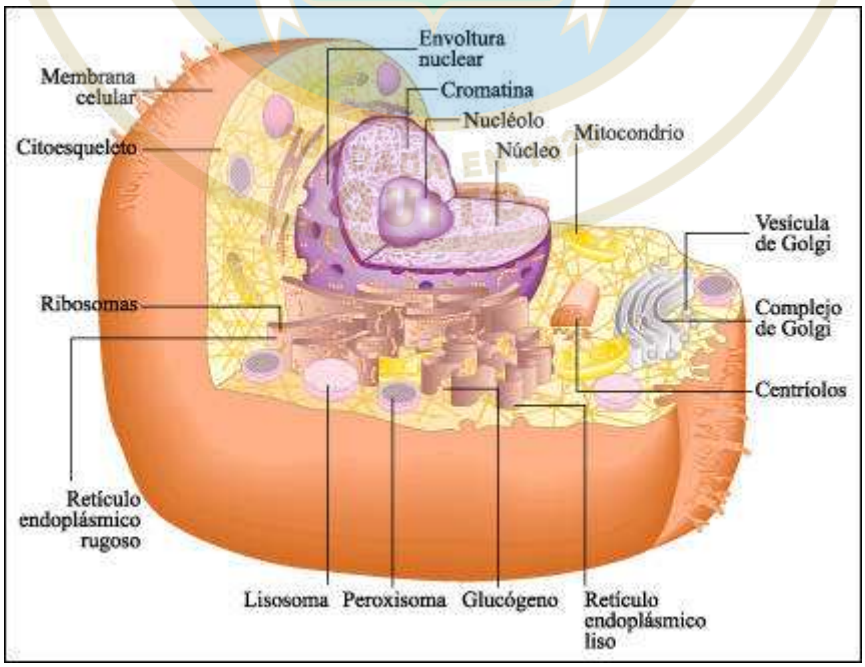
variar en tamaño en relación con la actividad sintética de la célula, y pueden llegar a representar un 25% del volumen total nuclear.

El citoplasma

No hace mucho tiempo, la célula era vista como una bolsa de fluido que contenía enzimas y otras moléculas disueltas, juntamente con el núcleo, unas pocas mitocondrias y, ocasionalmente, otras organelas que podían examinarse por técnicas microscópicas especiales. Con el desarrollo del microscopio electrónico, sin embargo, se ha identificado un número creciente de estructuras dentro del citoplasma, que ahora se sabe que está altamente organizado y atestado de organelas. Entre las células eucarióticas se distinguen las células animales y las vegetales. Ambos tipos de células difieren en varios aspectos aunque, como veremos, comparten muchas características.

Como todas las células, la de la siguiente figura -una célula animal- se halla limitada por una membrana celular (la membrana plasmática), que actúa como una barrera selectivamente permeable respecto al medio circundante. Todos los materiales que entran o salen de la célula, incluyendo los alimentos, los desechos y los mensajeros químicos, deben atravesar esta barrera. Dentro de la membrana se encuentra el citoplasma, que contiene las enzimas y otros solutos de la célula.

El citoplasma está atravesado y subdividido por un complejo sistema de membranas, el retículo endoplásmico, parte del cual se muestra aquí. En algunas áreas, el retículo endoplásmico está cubierto por ribosomas, que son las estructuras especiales sobre las cuales los aminoácidos se ensamblan en proteínas. También se encuentran ribosomas en otras partes del citoplasma. Los complejos de Golgi son centros de empaquetamiento o compactación de moléculas sintetizadas dentro de la célula. Los lisosomas y peroxisomas son vesículas en las cuales diferentes tipos de moléculas se degradan a constituyentes más simples que pueden ser utilizados por la célula o en el caso de productos de desecho, eliminados fácilmente. Las mitocondrias son el asiento de las reacciones químicas que suministran energía para las actividades celulares.

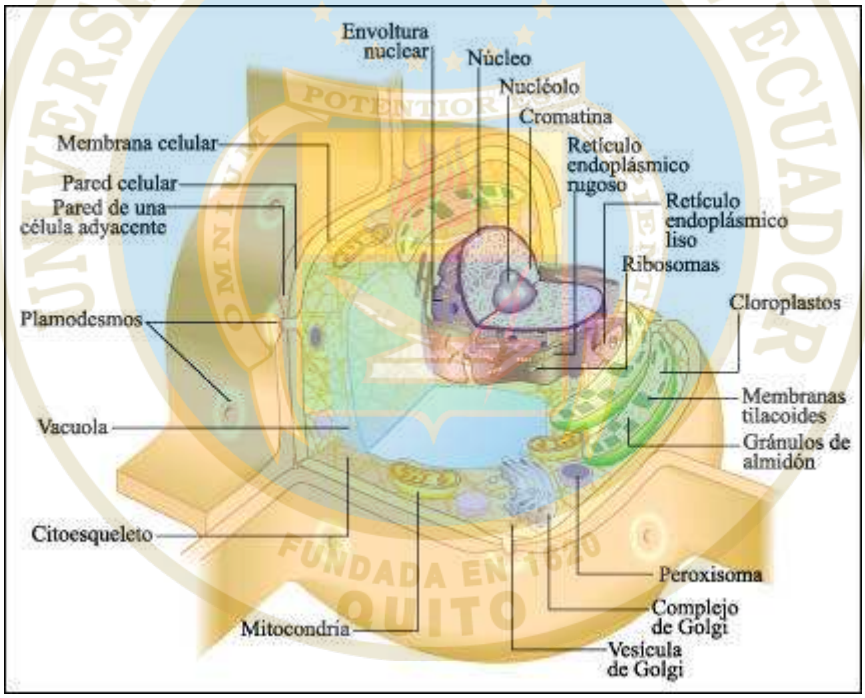


Célula animal representativa, interpretada según microfotografías electrónicas.

El cuerpo más grande dentro de la célula es el núcleo. Está rodeado por una membrana doble, la envoltura nuclear, cuya membrana externa es continua con el retículo endoplásmico. Dentro de la envoltura nuclear se encuentran un nucléolo, que es el sitio donde se forman las subunidades ribosómicas.

El citoesqueleto, que es una red altamente estructurada y compleja de filamentos proteicos, ocupa todo el citoplasma. Entre sus componentes están los microtúbulos, que tienen aspecto de bastones y los filamentos intermedios, que son estructuras filiformes que se concentran cerca de la membrana celular. Otros elementos del citoesqueleto son demasiado delgados como para ser vistos con este aumento. Los filamentos intermedios del citoesqueleto mantienen la forma de la célula, fijan sus organelas y dirigen el tránsito molecular intracelular. En el núcleo, los filamentos intermedios forman la lámina nuclear, que actúa como soporte de la membrana nuclear interna (no se representa en este esquema).

Al igual que la célula animal, la célula vegetal de la siguiente figura está limitada por una membrana celular. Rodeando a la membrana celular hay una pared celular que contiene celulosa. Los plasmodesmos, que son canales que atraviesan las paredes celulares, permiten una conexión citoplasmática entre células contiguas. La estructura más prominente en muchas células vegetales es una vacuola grande, llena con una solución de sales y otras sustancias.



Una célula vegetal relativamente joven, interpretada según fotomicrografías electrónicas.

En las células vegetales maduras, la vacuola frecuentemente ocupa la mayor parte de la célula y los otros contenidos celulares son relegados a una región estrecha, próxima a la membrana celular. La vacuola desempeña un papel central al mantener la rigidez de la pared celular y la lozanía del cuerpo de la planta. Los cloroplastos, las organelas grandes en las que ocurre la fotosíntesis, generalmente se concentran cerca de la superficie de la célula. Las moléculas de clorofila y las otras sustancias involucradas en la captura de energía luminosa proveniente del Sol están situadas en las membranas tilacoides dentro de los cloroplastos. Al igual que la célula animal, la célula vegetal viva contiene un núcleo prominente, un retículo endoplásmico extenso y muchos ribosomas y mitocondrias. En la célula vegetal en

crecimiento, los complejos de Golgi son especialmente numerosos; ellos desempeñan un papel importante en el ensamble de materiales para la pared celular en expansión. La orientación de las microfibrillas de celulosa, a medida que son añadidas a la pared celular, está determinada por la orientación de los microtúbulos en las porciones del citoesqueleto próximas a la membrana celular.

Los organelas más numerosas (tanto en procariotas como en eucariotas) son los ribosomas, los sitios de ensamble de proteínas. Los ribosomas no están rodeados por una membrana; están constituidos por dos subunidades, cada una de las cuales está formada por un complejo de RNA ribosomal y proteínas. Tanto en las células procarióticas como en las eucarióticas, los ribosomas tienen una estructura similar, sin embargo, los ribosomas de las células eucarióticas son un poco más grandes. Los ribosomas son los sitios en los cuales ocurre el acoplamiento de los aminoácidos que forman las proteínas. Cuanto más proteína esté fabricando una célula, más ribosomas tendrá.

Las células eucarióticas poseen sistemas membranosos internos que las dividen en compartimientos especializados con límites establecidos por membranas cerradas, selectivamente permeables. Estos compartimientos son funcionalmente diferentes; contienen un grupo característico de enzimas concentradas que son las encargadas de llevar a cabo las funciones características de cada organela. Sin embargo, si bien los distintos compartimientos están físicamente separados, veremos que están interconectados funcionalmente. Estos compartimientos u organelas que constituyen el sistema de endomembranas: vacuolas y vesículas, retículo endoplasmático, complejo de Golgi y lisosomas.

El citoplasma de las células eucarióticas contiene un gran número de vesículas, organelas en forma de sacos rodeados de membranas cuyas principales funciones son el almacenamiento temporario y el transporte de materiales, tanto dentro de la célula como hacia el interior y exterior. La mayoría de las células de plantas y hongos contienen un tipo particular de vesícula, denominada vacuola, cuya membrana se conoce en las células vegetales como tonoplasto. Las vacuolas son grandes vesículas llenas de fluido, que pueden ocupar de un 30 a un 90% del volumen celular.
Las vacuolas incrementan el tamaño celular, así como la superficie expuesta al ambiente, con una mínima inversión de materiales estructurales por parte de la célula. Son las encargadas de mantener la turgencia celular; por otra parte, pueden almacenar temporariamente nutrientes o productos de desecho, y funcionar como un compartimiento de degradación de sustancias. En una misma célula pueden coexistir distintas vacuolas con diferentes funciones.

El citoplasma de las células eucarióticas está subdividido por una red de membranas conocidas como retículo endoplásmico, que sirven como superficie de trabajo para muchas de sus actividades bioquímicas. Es una red de sacos aplanados, tubos y canales conectados entre sí, que caracteriza a las células eucarióticas. La cantidad de retículo endoplásmico de una célula no es fija, sino que aumenta o disminuye de acuerdo con la actividad celular.

En las células eucarióticas muchos ribosomas están unidos a la superficie del retículo endoplásmico, produciendo el retículo endoplásmico rugoso, que es especialmente abundante en células que producen proteínas de exportación. El retículo endoplásmico liso, que carece de ribosomas, es abundante en células especializadas en la síntesis lipídica o en el metabolismo de lípidos.

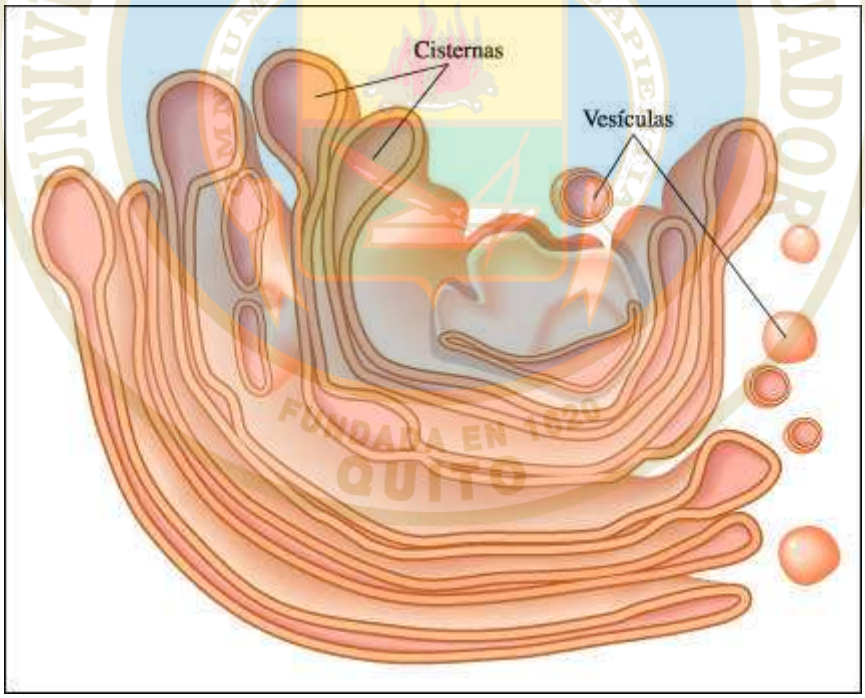
El destino de una proteína -ya sea salir de la célula, ser incorporada en la membrana celular o formar parte del sistema de endomembranas- depende de la

adición de un ''guía'' formado por aminoácidos hidrofóbicos. Esta porción de la molécula dirige a la proteína que está siendo sintetizada y a los ribosomas que están participando en su síntesis hacia una región específica del retículo endoplásmico rugoso donde la proteína ingresa a la cavidad interior. La molécula de proteína recién sintetizada se mueve luego dentro del retículo endoplásmico rugoso y es luego compactada en una vesícula de transporte cuyo destino es el complejo de Golgi.

En el curso de esta progresión desde el retículo endoplásmico al complejo de Golgi y, finalmente, a su destino final, la molécula de proteína sufre un procesamiento ulterior que incluye el clivaje (separación) de la secuencia señal y, frecuentemente, la adición de grupos de carbohidratos a la proteína (glicosilación).

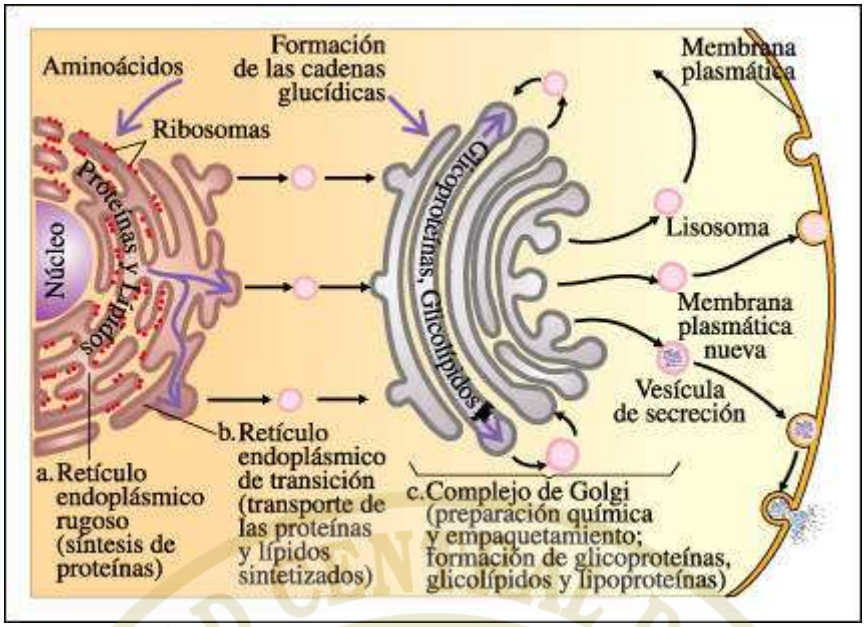
El retículo endoplásmico liso se encuentra muy desarrollado en células especializadas en la síntesis o metabolismo de lípidos, como las células glandulares que producen hormonas esteroides y también se encuentra muy desarrollado en las células hepáticas, donde parece estar relacionado con varios procesos de desintoxicación (una de las muchas funciones del hígado).

El complejo de Golgi es un centro de procesamiento y compactación de materiales que se mueven a través de la célula y salen de ella. Cada complejo de Golgi recibe vesículas del retículo endoplasmático, modifica sus membranas y sus contenidos e incorpora los productos terminados en vesículas de transporte que los llevan a otras partes del sistema de endomembranas, a la superficie celular y al exterior de la célula.



Interpretación gráfica a partir de una fotomicrografía electrónica de un complejo de Golgi. Nótense las vesículas que se segregan de los bordes de las cisternas aplanadas.

Las diferentes etapas de este procesamiento químico ocurren en diferentes cisternas del complejo de Golgi y los materiales son transportados de una cisterna a la siguiente por medio de las vesículas. Después de completarse el procesamiento químico, el nuevo material de membrana, compactado dentro de las vesículas, es enviado a su destino final.



Interacción de los ribosomas, el retículo endoplásmico y el complejo de Golgi y sus vesículas.

Los ribosomas, el retículo endoplásmico y el complejo de Golgi y sus vesículas cooperan en la síntesis, procesamiento químico, empaquetamiento y distribución de macromoléculas y nuevo material de membrana.

Los lisosomas, un tipo de vesícula relativamente grande, formada en el complejo de Golgi, contienen enzimas hidrolíticas a las que aíslan de la célula y están implicados en las actividades digestivas intracelulares de algunas células. Estas enzimas están implicadas en la degradación de proteínas, polisacáridos, ácidos nucleicos y lípidos. Para su óptima actividad, las enzimas hidrolíticas requieren de un medio ácido. Los lisosomas proveen este medio ya que su pH interno se mantiene cercano a 5. Las enzimas lisosomales son capaces de hidrolizar a todos los tipos principales de macromoléculas que se encuentran en una célula viva. Las enzimas hidrolíticas que los lisosomas liberan en las vacuolas, digieren su contenido. Las enzimas no destruyen la membrana de los lisosomas que las contienen.

Los peroxisomas son otro tipo de vesícula relativamente grande presente en la mayoría de las células eucarióticas; contienen enzimas oxidativas que remueven el hidrógeno de pequeñas moléculas orgánicas y lo unen a átomos de oxígeno formando peróxido de hidrógeno (H_2O_2), un compuesto que es extremadamente tóxico para las células vivas. Otra de las enzimas, la catalasa, escinde inmediatamente el peróxido de hidrógeno en agua e hidrógeno, evitando cualquier daño a las células. Los peroxisomas son particularmente abundantes en las células hepáticas, donde participan en la desintoxicación de algunas sustancias.

En las plantas, existen peroxisomas que cumplen funciones especiales como por ejemplo, los glioxisomas que, durante la germinación de la semilla, transforman los lípidos almacenados en azúcares. Otro tipo de peroxisoma, presente en las células fotosintéticas, participa en el proceso de fotorrespiración.

Las mitocondrias son organelas limitadas por membrana en las cuales las moléculas orgánicas que almacenan energía química son degradadas y la energía liberada es envasada en unidades más pequeñas.

En este proceso, la energía liberada es almacenada en moléculas de ATP que será utilizada luego en otros procesos celulares. En general, cuanto mayores son los requerimientos energéticos de una célula eucariótica en particular, más mitocondrias contiene.

Las mitocondrias pueden adoptar diferentes formas; están siempre rodeadas por dos membranas, la más interna de las cuales se pliega hacia adentro. Estos pliegues, conocidos como crestas, son superficies de trabajo para las reacciones mitocondriales. Las mitocondrias presentan vestigios de su vida como organismos independientes. Se reproducen por fisión binaria como las bacterias, tienen un pequeño genoma que codifica para algunas de sus proteínas y tienen además ribosomas similares a los procarióticos.

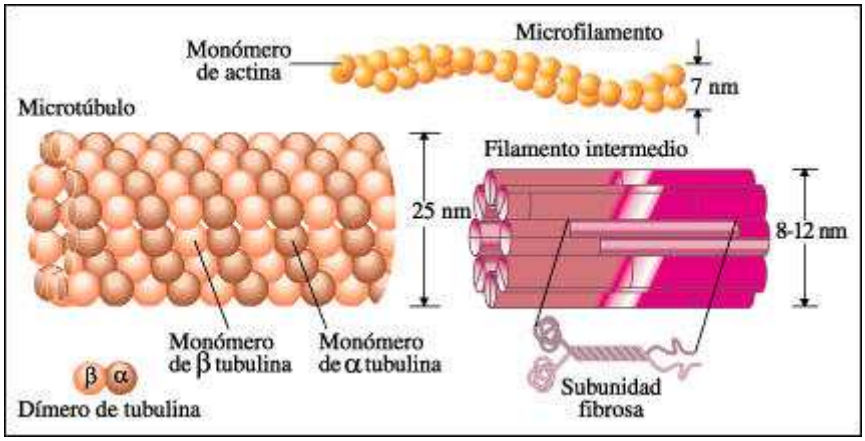
Los plástidos son organelas limitadas por membrana y se encuentran sólo en los organismos fotosintéticos. Están rodeados por dos membranas concéntricas, al igual que las mitocondrias, y tienen un sistema de membranas internas que pueden estar intrincadamente plegadas. Los plástidos maduros son de tres tipos: leucoplastos, cromoplastos y cloroplastos.

Los cloroplastos (chloro significa "verde") son los plástidos que contienen clorofila y en los cuales se produce energía química a partir de energía lumínica, en el proceso de fotosíntesis. Al igual que otros plástidos, están rodeados por dos membranas. Existe una tercer membrana interna -la membrana tilacoide que forma una serie complicada de compartimientos y superficies de trabajo. Al igual que las mitocondrias, los plástidos contienen múltiples copias de un pequeño genoma, así como ribosomas propios.

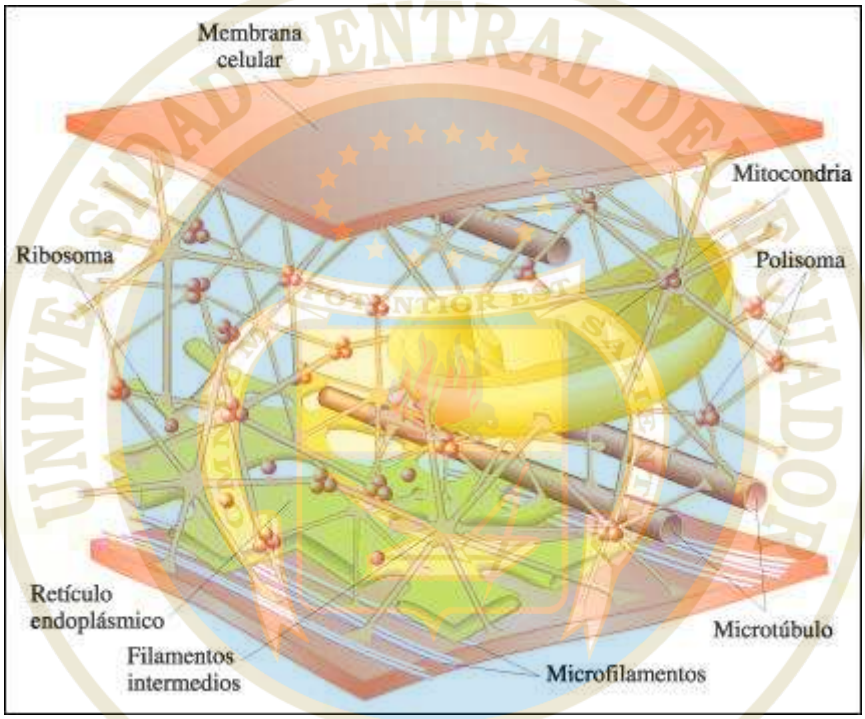
La observación del interior de la célula en tres dimensiones ha revelado interconexiones antes insospechadas entre estructuras de proteínas filamentosas dentro del citoplasma de células eucarióticas. Estas estructuras forman un esqueleto celular -el citoesqueleto- que mantiene la organización de la célula, le permite moverse, posiciona sus organelas y dirige el tránsito intracelular. Se han identificado tres tipos diferentes de filamentos como integrantes principales del citoesqueleto: los microtúbulos, los filamentos de actina (también conocidos como microfilamentos) y los filamentos intermedios.

Los microtúbulos son tubos huecos, largos, organizados a partir de dímeros de proteínas globulares, las tubulinas alfa y beta. Crecen por el agregado de dímeros y también pueden desarmarse por la eliminación de dímeros, de acuerdo con las necesidades de la célula y, en muchas células, se extienden radiando desde un "centro organizador" próximo al núcleo y terminan cerca de la superficie celular.

Los filamentos de actina son delicadas hebras de proteínas globulares. Cada filamento está constituido por muchas moléculas de actina unidas en una cadena helicoidal. Los filamentos de actina también pueden ser integrados y desintegrados fácilmente por la célula y también desempeñan papeles importantes en la división y la motilidad celular.

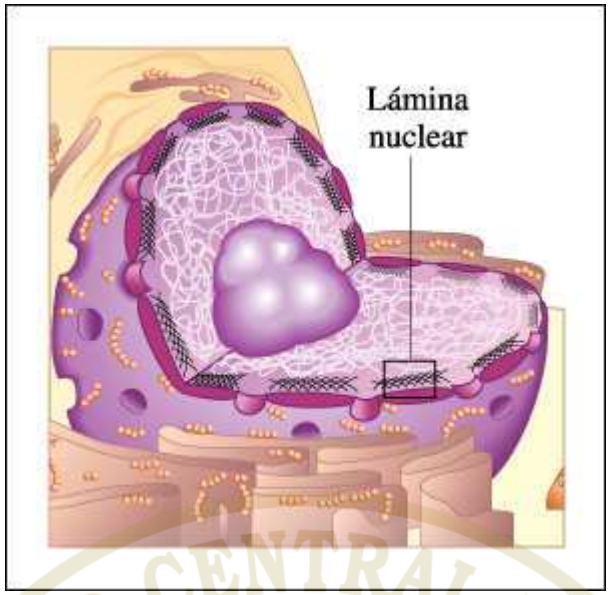


Esquema de un microtúbulo, un filamento de actina y un filamento intermedio.



En este corte esquemático de una célula se puede observar la disposición de los tres elementos principales del citoesqueleto.

Los filamentos intermedios, como lo indica su nombre, son intermedios en tamaño entre los microtúbulos y los filamentos de actina. A diferencia de los primeros, constituidos por subunidades de proteína globular, los filamentos intermedios están compuestos por proteínas fibrosas y no pueden ser tan fácilmente desintegrados por la célula una vez que han sido formados. Cada una de las moléculas proteicas que constituyen un filamento intermedio tiene una porción con forma de bastón de longitud constante, con regiones terminales que varían en su longitud y en su composición de aminoácidos. Los filamentos intermedios constituyen la lámina nuclear.



En este esquema se observa la disposición de los filamentos intermedios que forman la lámina nuclear. Este entramado de proteínas mantiene la forma del núcleo.

La lámina nuclear se interrumpe en los poros nucleares y actúa como soporte de la membrana nuclear interna.
Los filamentos intermedios son particularmente prominentes en células que soportan tensión mecánica, como las células de la piel y el intestino.

El citoesqueleto y el movimiento

Todas las células exhiben alguna forma de movimiento. Aun las células vegetales, encerradas por una pared celular rígida, muestran movimientos del citoplasma dentro de la célula, movimientos cromosómicos y cambios de forma durante la división celular, además del movimiento de vesículas y organelas.

Los microtúbulos del citoesqueleto están involucrados en la división celular. Entre una división celular y otra, funcionan como "rieles" sobre los cuales se mueven unidireccionalmente proteínas motoras asociadas, llevando cargas especiales tales como organelas, vesículas llenas de hormonas, neurotransmisores o nutrientes.

Los microtúbulos son también componentes claves de los cilios y flagelos, estructuras permanentes usadas para la locomoción por muchos tipos de células. Estas estructuras largas y delgadas, presentes en las células ecucarióticas, se extienden desde la superficie de muchos tipos de células eucarióticas. Los cilios y flagelos tienen la misma estructura, sólo que, cuando son cortos y aparecen en cantidades grandes se los llama cilios y cuando son más largos y más escasos se lso llama flagelos. Las células procarióticas también tienen flagelos, pero su construcción es tan diferente de los de las células eucarióticas, que es útil darles un nombre diferente: undulipodios.

En muchos organismos unicelulares o multicelulares pequeños (como algunos pocos tipos de platelmintos), los cilios y los flagelos están asociados con el movimiento del organismo.

Por otra parte, la fuerza motriz de los espermatozoides humanos proviene de su poderoso flagelo único o "cola" y muchas de las células que tapizan las superficies existentes dentro de nuestro cuerpo, son ciliadas. Los óvulos humanos son

impulsados hacia abajo por los oviductos a causa del batir de los cilios que tapizan las superficies internas de estos tubos. Los cilios y los flagelos se encuentran muy difundidos en el mundo vivo, sobre las células de los invertebrados, los vertebrados, las células sexuales de los helechos y otras plantas, así como en los protistas. Sólo unos pocos grupos grandes de organismos eucarióticos, como las algas rojas, los hongos, las plantas con flor y los gusanos redondos (nematodos), no tienen cilios ni flagelos en ninguna célula.

Los cilios y los flagelos eucarióticos, ya sean de un Paramecio o de un espermatozoide, tienen la misma estructura interna y se originan en los cuerpos basales.

Virtualmente todos los cilios y flagelos eucarióticos tienen la misma estructura interna que consiste en un anillo externo de nueve pares de microtúbulos que rodean a otros dos microtúbulos centrales (estructura 9+2). Los microtúbulos se deslizan unos sobre otros por la acción de la proteína dineína que funciona como una ATPasa. Los "brazos", los rayos y los enlaces que conectan los microtúbulos están formados por diferentes tipos de proteínas. Los cuerpos basales de los que arrancan los cilios y los flagelos, tienen únicamente nueve tripletes externos, sin microtúbulos centrales. El "eje de la rueda" en el cuerpo basal no es un microtúbulo, aunque tiene aproximadamente el mismo diámetro.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO

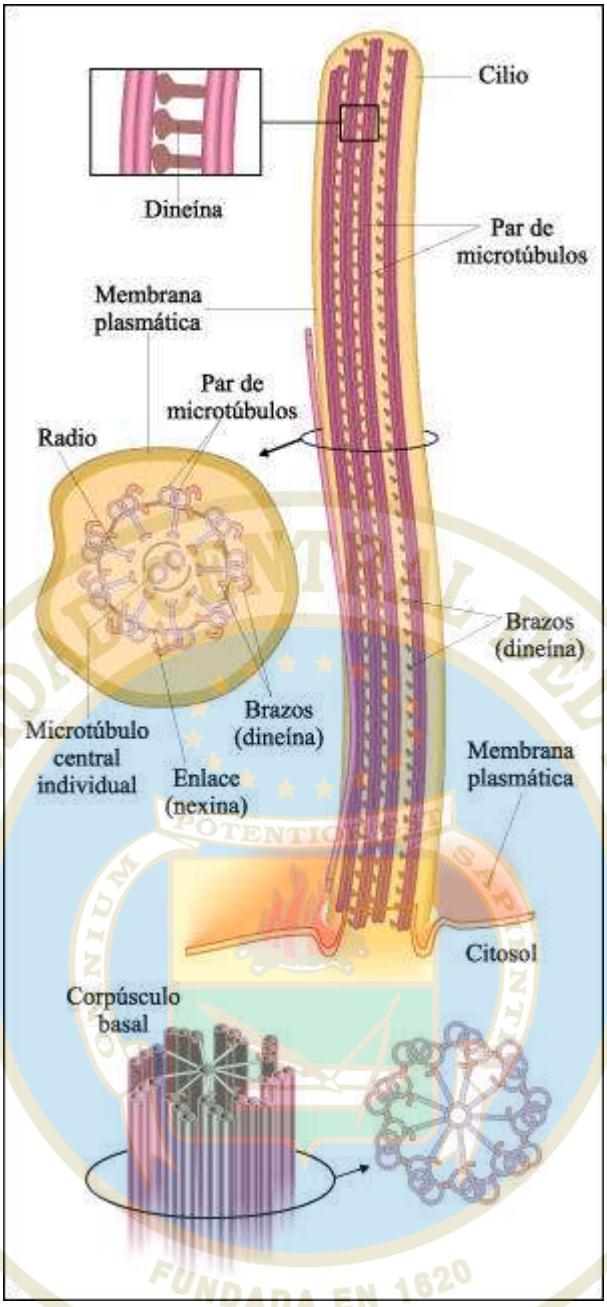
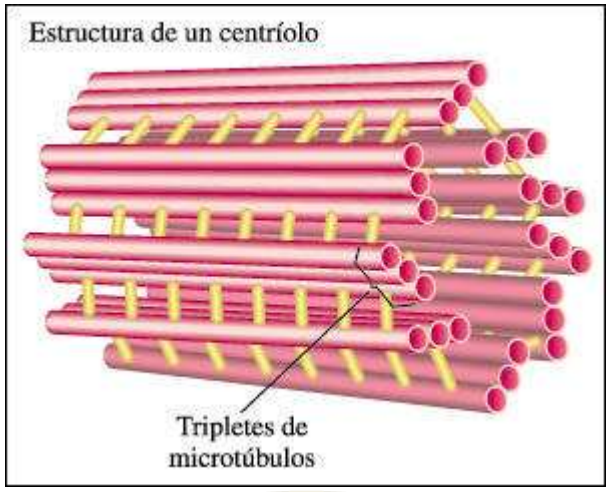


Diagrama de un cilio con su cuerpo basal subyacente.

Muchos tipos de células eucarióticas contienen centríolos. Los centríolos, que típicamente se encuentran en pares, son cilindros pequeños de aproximadamente 0,2 micrómetro de diámetro, que contienen 9 tripletes de microtúbulos.



Esquema que muestra la disposición de los microtúbulos en un centríolo de una célula de la mosquita de la fruta, Drosophila. Los centríolos son estructuralmente idénticos a los cuerpos basales.

Su estructura es idéntica a la de los cuerpos basales; sin embargo, su distribución en la célula es diferente. Se encuentran sólo en aquellos grupos de organismos que también tienen cilios o flagelos (y, por lo tanto, cuerpos basales). Los centríolos habitualmente yacen en pares, con sus ejes longitudinales formando ángulos rectos, en la región del citoplasma próxima a la envoltura nuclear, el centrosoma, desde donde irradian los microtúbulos del citoesqueleto. El centrosoma es el principal centro organizador de microtúbulos y desempeña un papel en la organización de una estructura formada por microtúbulos, conocida como el huso mitótico, que aparece en el momento de la división celular y está relacionada con el movimiento de los cromosomas. Sin embargo, las células en las que los centrosomas no tienen centríolos, como las células de las plantas con flor, también son capaces de organizar microtúbulos para formar el huso.

Los filamentos de actina están presentes en una gran variedad de células, incluyendo células vegetales. Participan no solamente en el mantenimiento de la organización citoplásmica, sino también en la movilidad celular y en el movimiento interno de los contenidos celulares. En algunos casos, haces de otra proteína, conocida como miosina, actúan con los filamentos de actina para producir el movimiento celular. Además, algunas proteínas adicionales, que desempeñan funciones regulatorias, están asociadas con las moléculas de actina y miosina.

Los filamentos de actina, junto con la miosina, actúan como un tipo de "cordón de monedero" en las células animales durante la división celular, porque estrangulan al citoplasma para separar a las dos células hijas. En las células de las algas, los filamentos de actina se presentan en haces dondequiera que ocurra una corriente citoplasmática. El modo en que la actina y sus proteínas asociadas llevan a cabo el movimiento ameboide (modo en el que se desplazan las amebas y algunas células animales) y producen las corrientes citoplasmáticas es actualmente objeto de intensas investigaciones.

La actina y la miosina son también los componentes principales de los complejos conjuntos contráctiles que se encuentran en las células musculares de los vertebrados y en muchos otros animales. Esta organización especializada de la actina y la miosina hace posible los movimientos rápidos y coordinados de los animales, incluyendo los insectos, los peces, las aves, los caballos de carrera, y a nosotros mismos.



Capítulo 6. Cómo entran y salen sustancias de la célula

La materia viva se encuentra rodeada de materia no viva con la que constantemente intercambia materiales. Ambas se diferencian por los tipos de compuestos químicos que contienen y por sus concentraciones. En todos los sistemas vivos, desde los procariotas a los eucariotas multicelulares más complejos, la regulación del intercambio de sustancias con el mundo inanimado ocurre a nivel de la célula individual y es realizado por la membrana celular. La membrana celular regula el paso de materiales hacia dentro y fuera de la célula, una función que hace posible que la célula mantenga su integridad estructural y funcional. Esta regulación depende de interacciones entre la membrana y los materiales que pasan a través de ella.

El agua y los solutos se encuentran entre las principales sustancias que entran y salen de las células. La dirección en la cual se mueve el agua está determinada por el potencial hídrico; el agua se mueve desde donde el potencial es mayor hacia donde es menor. El movimiento de agua ocurre por flujo global y por difusión. La ósmosis es la difusión del agua a través de una membrana semipermeable.

Las moléculas cruzan la membrana celular por difusión simple o son acarreadas por proteínas de transporte embutidas en la membrana. Las proteínas de transporte permiten el pasaje de sustancias a través de la membrana mediante distintos mecanismos. Se pueden distinguir dos tipos principales de proteínas de transporte: las llamadas proteínas transportadoras o "carrier" y las proteínas formadoras de canales iónicos.

Las sustancias también puede moverse hacia dentro y hacia fuera de una célula por procesos de transporte que involucran vacuolas o vesículas formadas por porciones de la membrana celular. Estos procesos son la endocitosis, la exocitosis y la transcitosis §. Existen tres formas de endocitosis: la fagocitosis, en la cual las partículas sólidas son incorporadas a la célula; la pinocitosis, en la cual son incorporados líquidos; y la endocitosis mediada por receptor, en la cual las moléculas o iones que serán transportados al interior de las células están acoplados a receptores específicos de la membrana celular.

En los organismos multicelulares, la comunicación entre las células es esencial para la coordinación de sus diferentes actividades en los distintos tejidos y órganos. Gran parte de esta comunicación es llevada a cabo por agentes químicos que, o bien pasan a través de la membrana celular o bien interactúan con receptores situados en su superficie. La comunicación puede también ocurrir directamente, a través de los canales de plasmodesmos (en tejidos vegetales) o de uniones nexus (en tejidos animales).

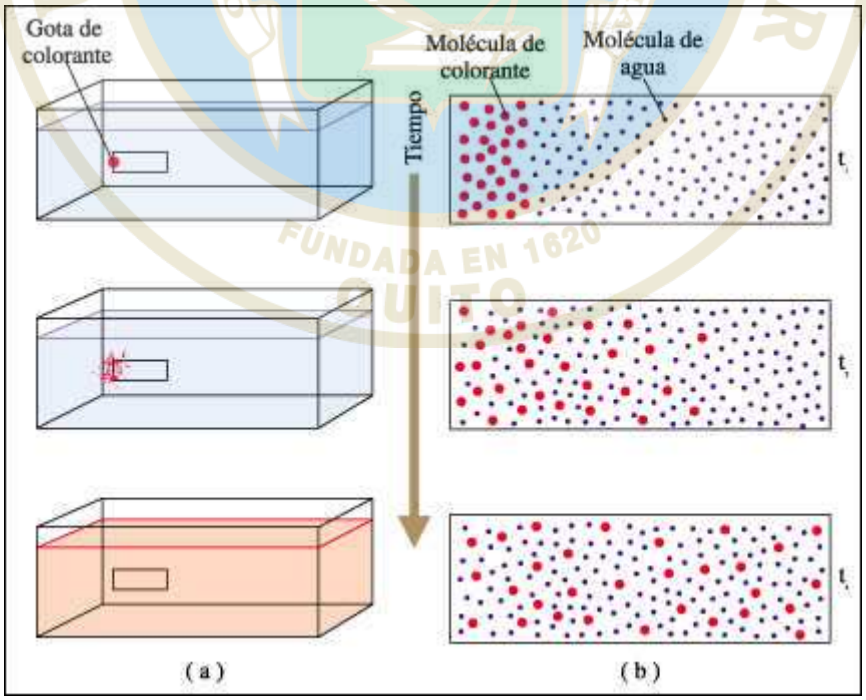
El movimiento del agua y los solutos

Hay dos mecanismos involucrados en el movimiento del agua y de los solutos: el flujo global y la difusión. En los sistemas vivos, el flujo global mueve agua y solutos de una parte de un organismo multicelular a otra, mientras que la difusión mueve moléculas e iones hacia dentro, hacia fuera y a través de la célula. Un caso particular de difusión, el del agua a través de una membrana que separa soluciones de diferente concentración, se conoce como ósmosis.

El flujo global es el movimiento general, en grupo, de las moléculas de agua y solutos disueltos, como, por ejemplo, cuando el agua fluye en respuesta a la gravedad o a la presión. La circulación de la sangre a través del cuerpo humano es otro ejemplo de flujo global.

La difusión implica el movimiento al azar de moléculas individuales o de iones y resulta en el movimiento neto a favor de un gradiente de concentración. Este proceso es más eficiente cuando el área superficial es mayor con relación al volumen, cuando la distancia implicada es corta y cuando el gradiente de concentración es pronunciado. Por sus actividades metabólicas, las células mantienen pronunciados gradientes de concentración de muchas sustancias. La velocidad de movimiento de sustancias dentro de las células también se incrementa por corrientes citoplasmáticas.

La difusión es el resultado del movimiento individual al azar de las moléculas (o iones). Produce un movimiento neto de partículas desde la región con mayor concentración a la región con menor concentración. Este movimiento es a favor del gradiente de concentración. Obsérvese que las moléculas de colorante (en rojo) difunden hacia la derecha, mientras que las de agua (en azul) difunden hacia la izquierda. El resultado final es una distribución uniforme de ambos tipos de moléculas.



Proceso de difusión al añadir una gota de colorante en un recipiente con agua (a). Una sección del volumen del recipiente se amplía en (b), mostrando la posición de las moléculas de agua y colorante en tres momentos distintos.

La ósmosis es la difusión del agua a través de una membrana, que permite el paso de agua, pero que impide el movimiento de la mayoría de los solutos; se dice que esta membrana es selectivamente permeable. La ósmosis da como resultado la transferencia neta de agua de una solución que tiene un potencial hídrico mayor a una solución que tiene un potencial hídrico menor.

La palabra isotónico fue acuñada para describir dos o más soluciones que tienen el mismo número de partículas disueltas por unidad de volumen y, por lo tanto, el mismo potencial hídrico. No hay movimiento neto de agua a través de una membrana que separe dos soluciones isotónicas, a menos, por supuesto, que se ejerza presión sobre uno de sus lados. En ausencia de otras fuerzas, el movimiento neto de agua en la ósmosis ocurre de una región de menor concentración de soluto (medio hipotónico) y, por lo tanto, de mayor potencial hídrico, a una región de mayor concentración de soluto (medio hipertónico) y, por consiguiente, de menor potencial hídrico.

La difusión del agua no se ve afectada por qué cosa está disuelta en ella sino solamente por cuánto se encuentra disuelto, o sea, por la concentración de partículas de soluto (moléculas o iones) en el agua.

El movimiento osmótico de agua a través de la membrana celular causa algunos problemas cruciales a los sistemas vivos. Estos problemas varían según si el organismo o la célula son hipotónicos, isotónicos o hipertónicos con relación a su ambiente. Los organismos unicelulares que viven en los mares, por ejemplo, habitualmente son isotónicos respecto al medio salino en el que habitan y no presentan problemas de pérdida o ganancia de agua.

Las células de la mayoría de los invertebrados marinos también son isotónicas respecto al agua de mar. De modo semejante, las células de los invertebrados son isotónicas con la sangre y la linfa, que constituyen el medio acuoso en el que esas células viven. Sin embargo, muchos tipos de células viven en un ambiente hipotónico y el agua que los rodea tiende a penetrar en la célula por ósmosis.

Si entrara demasiada agua en la célula, podría diluir los contenidos celulares hasta el punto de interferir con las funciones biológicas y podría, finalmente, romper la membrana celular. En el Paramecium, existe una organela especializada, la vacuola contráctil, que evita que esto ocurra ya que recoge agua de varias partes de la célula y la bombea hacia fuera con contracciones rítmicas. Este proceso de transporte global consume energía.

La turgencia de las células vegetales es también una consecuencia de la ósmosis. La presencia del soluto disminuye el potencial hídrico y así se crea un gradiente de potencial hídrico a lo largo del cual difunde el agua.

Transporte mediado por proteínas

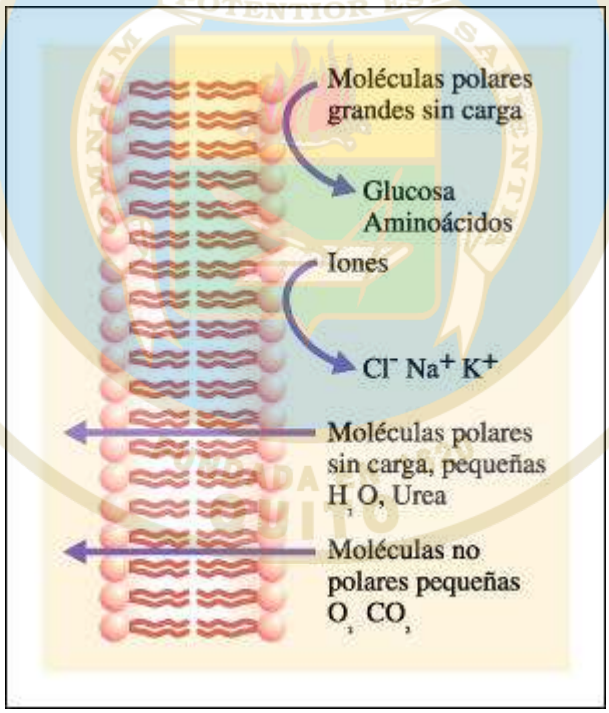
El agua y otras moléculas hidrofílicas excluyen a los lípidos y a otras moléculas hidrofóbicas. Las moléculas hidrofóbicas excluyen a las hidrofílicas. Este comportamiento de las moléculas, determinado por la presencia o ausencia de regiones polares o cargadas, es de importancia fundamental en la capacidad de las membranas celulares para regular el pasaje de materiales hacia dentro y hacia fuera de las células y de las organelas.

Las membranas celulares están formadas por una bicapa lipídica, en cuyo interior confluyen las colas hidrofóbicas de las moléculas de lípidos. Este mar lipídico

interior es una barrera formidable para los iones y la mayoría de las moléculas hidrofílicas, pero permite el pasaje fácil de moléculas hidrofóbicas, tales como las hormonas esteroides. Así, la composición fisico-química de la membrana celular es la que determina qué moléculas pueden atravesarla libremente y qué moléculas no.

Las moléculas no polares pequeñas atraviesan libremente una bicapa lipídica. Las moléculas polares relativamente grandes sin carga, o los pequeños iones (con carga) no pueden atravesar el interior hidrofóbico. El agua y otras moléculas polares pequeñas y sin carga difunden a través de la bicapa.

La mayoría de las moléculas orgánicas de importancia biológica tienen grupos funcionales polares y, por lo tanto, son hidrofílicas; a diferencia del dióxido de carbono, el oxígeno y el agua, ellas no pueden atravesar libremente la barrera lipídica por difusión simple. De modo similar, los iones que son de importancia crucial en la vida de la célula no pueden difundir a través de la membrana. Aunque los iones individuales, como el sodio (Na+) y el cloruro (Cl-), son bastante pequeños, en solución acuosa se encuentran rodeados por moléculas de agua y, tanto el tamaño como las cargas de los agregados resultantes impiden que los iones se deslicen a través de las aberturas momentáneas que sí permiten el pasaje de las moléculas de agua. El transporte de estos agregados y de todas las moléculas hidrofílicas, excepto las muy pequeñas, depende de proteínas integrales de membrana que actúan como transportadores, transfiriendo a las moléculas hacia uno y otro lado de la membrana sin que entren en contacto con su interior hidrofóbico.



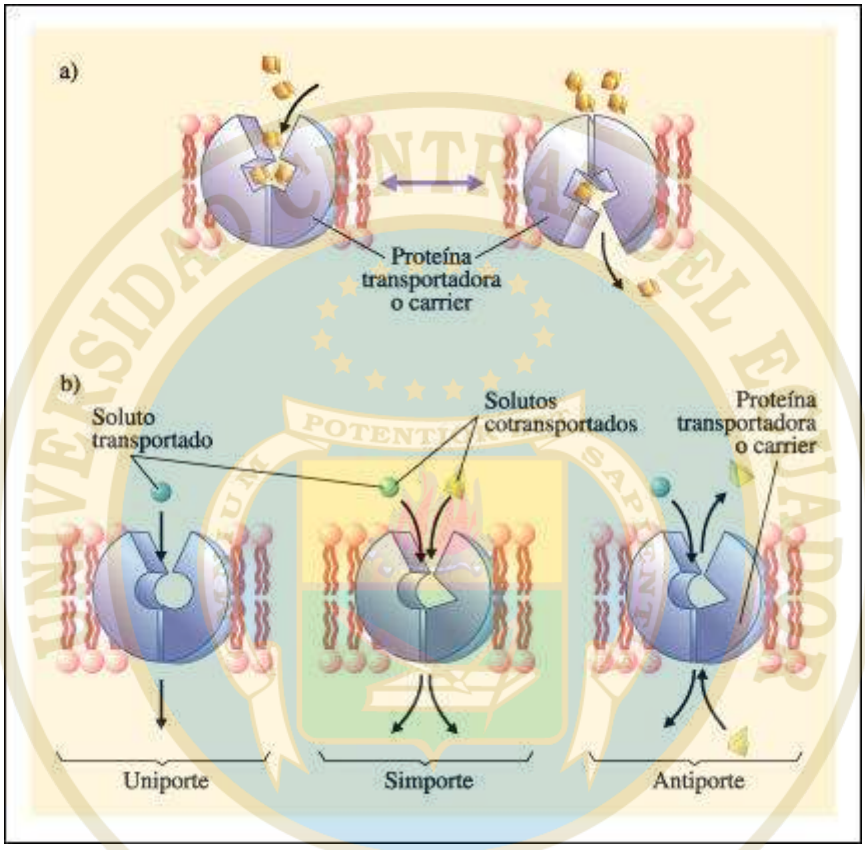
Permeabilidad de una bicapa lipídica.

Se pueden distinguir dos tipos principales de proteínas de transporte: las llamadas proteínas transportadoras o "carrier" y las proteínas formadoras de canales (canales iónicos).

Las proteínas "carrier" que se encuentran en la membrana plasmática o en la membrana que rodea a las organelas son altamente selectivas. Lo que determina qué moléculas puede transportar es la configuración de la proteína, o sea, su

estructura terciaria o, en algunos casos, cuaternaria. Aunque en el curso del proceso del transporte la proteína sufre típicamente cambios en la configuración, esa alteración no es permanente. Las proteínas "carrier" son muy similares a las enzimas, que son también altamente selectivas en cuanto a las moléculas con las que interactúan y no se alteran permanentemente por esas interacciones.

El modelo actual del mecanismo de transporte llevado a cabo por proteínas carrier sugiere que la proteína transportadora se une específicamente a la molécula a transportar y sufre cambios temporales en su configuración provocados, en general, por la unión misma del soluto. Son estos cambios conformacionales los que permiten la transferencia del soluto a través de la membrana.



a) Las proteínas carrier se unen al soluto y sufren cambios conformacionales al transferirlo al otro lado de la membrana. b) Hay tres tipos de proteínas carrier: las de los sistema uniporte, simporte y antiporte

En el sistema de transporte más simple, conocido como uniporte, un soluto en particular se mueve directamente a través de la membrana en una dirección. En el tipo de cotransporte conocido como simporte dos solutos diferentes se mueven a través de la membrana, simultáneamente y en el mismo sentido. Frecuentemente, un gradiente de concentración, que involucra a uno de los solutos transportados, impulsa el transporte del otro; por ejemplo, un gradiente de concentración de iones Na+ frecuentemente impulsa el cotransporte de moléculas de glucosa. En otro tipo de sistema de cotransporte, conocido como antiporte, dos solutos diferentes se mueven a través de la membrana, simultánea o secuencialmente en sentidos opuestos. La bomba Na+ - K+ es un ejemplo de sistema de cotransporte que implica un antiporte.

Las proteínas que forman canales no se unen al soluto, sino que forman poros hidrofílicos que atraviesan la membrana permitiendo exclusivamente el pasaje de iones (canales iónicos); el tipo de ion se selecciona de acuerdo al tamaño y a la

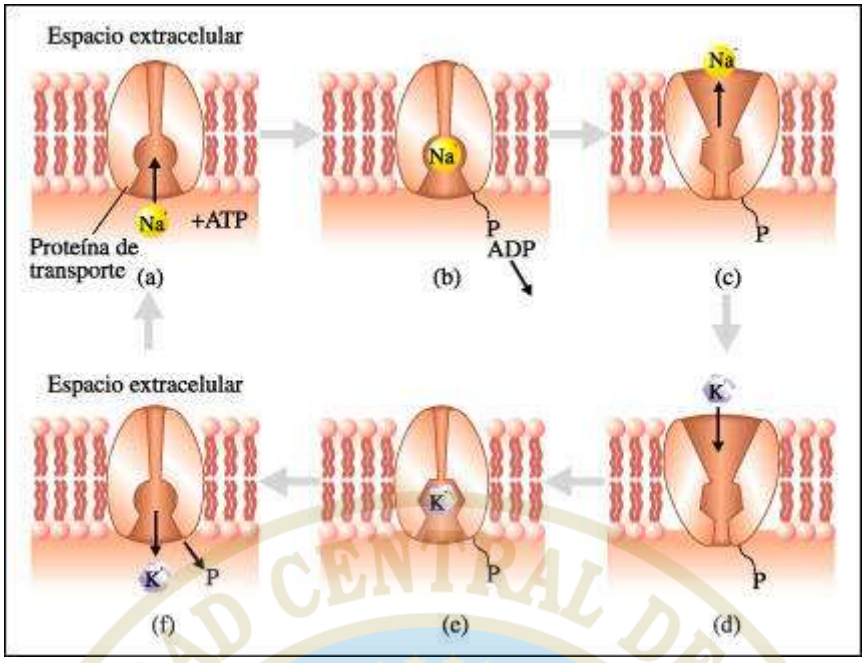
carga. Los canales iónicos se encuentran generalmente cerrados con una especie de "compuerta", que impide el pasaje de iones por el poro. Los canales pueden abrirse por un intervalo de tiempo breve como respuesta a distintos tipos de estímulos, permitiendo el pasaje de un ion específico a través de la membrana

Las proteínas canal y muchas proteínas "carrier" sólo pueden trasladar sustancias a través de la membrana en forma pasiva. Este pasaje mediado por proteínas se conoce como difusión facilitada. La glucosa, por ejemplo, es una molécula hidrofílica que entra en la mayoría de las células por difusión facilitada. Dado que la glucosa se degrada rápidamente cuando entra en una célula, se mantiene un marcado gradiente de concentración entre el interior y el exterior. Sin embargo, cuando en el medio circundante hay un número muy grande de moléculas de glucosa, la velocidad de entrada no se incrementa más allá de un cierto punto; alcanza un pico y luego permanece estacionaria en ese nivel. Este límite a la velocidad de entrada es el resultado del número limitado de moléculas de la proteína de transporte específica de la glucosa que existen en la membrana celular.

El pasaje de iones a través de canales iónicos es más rápido que a través de las proteínas "carrier", ya que no requiere la unión del ion con la proteína del poro. Durante el intervalo de tiempo en que el canal se encuentra abierto, los iones difunden rápidamente a favor de su gradiente electroquímico. Esta característica de los canales iónicos es fundamental en la transmisión de señales eléctricas -impulso nervioso- en el sistema nervioso.
Tanto la difusión facilitada como la difusión simple son impulsadas por un gradiente de potencial químico. Las moléculas sin carga son transportadas simplemente a favor del gradiente, desde una región de mayor concentración a una de concentración menor. Pero, si el soluto transportado tiene carga neta (iones) su transporte no sólo depende de su gradiente de concentración sino también de la diferencia de potencial eléctrico a través de la membrana (diferencia de carga eléctrica a ambos lados de la membrana debida a la distribución desigual de iones). La fuerza total que mueve el soluto en este caso es la resultante de la combinación de ambos gradientes: el eléctrico y el químico. El gradiente resultante se denomina gradiente electroquímico. Casi todas las membranas plasmáticas tienen una diferencia de potencial eléctrico, llamado potencial de membrana, en el que el lado citoplasmático de la membrana es negativo respecto al lado externo.

Existen otras proteínas "carrier" que pueden trasladar moléculas contra gradiente, proceso conocido como transporte activo. En el transporte activo, las moléculas o iones se mueven contra el gradiente electroquímico, proceso análogo al de empujar una roca cuesta arriba y que requiere energía. El transporte activo es mediado siempre por proteínas "carrier"; así, las proteínas "carrier" están asociadas tanto al transporte pasivo (difusión facilitada) como al transporte activo, mientras que en los canales iónicos el transporte es únicamente pasivo.

El transporte activo requiere siempre un gasto de energía, que en algunos casos es liberada de la molécula de ATP y en otros casos proviene de la energía potencial eléctrica asociada con el gradiente de concentración de un ion a través de la membrana. Por ejemplo, la glucosa es transportada desde la luz del intestino al citoplasma de las células del epitelio intestinal. Este proceso de absorción de glucosa se realiza aunque la concentración de glucosa sea mayor en el interior de la célula, es decir contra su gradiente de concentración. Recordemos que este tipo de transporte es un cotransporte de glucosa y sodio (Na+). La energía para el movimiento de la glucosa contra su gradiente de concentración es aportada por la energía potencial eléctrica asociada al gradiente de concentración de Na+ generado, a su vez, por la bomba de sodio-potasio.



Modelo de la bomba sodio-potasio

En el modelo de la bomba sodio-potasio,

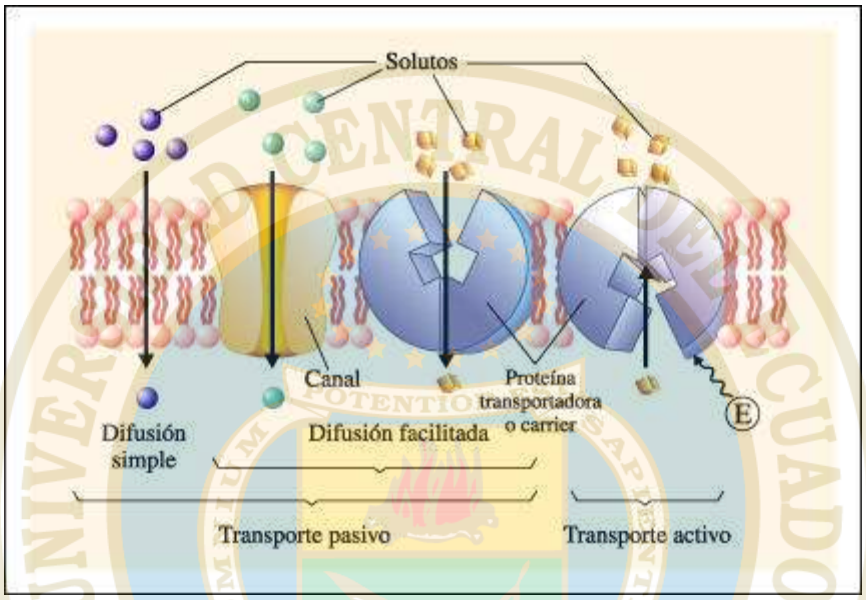
a. un ion Na+ proveniente del citoplasma se inserta con precisión en la proteína de transporte.
b. Luego, una reacción química que involucra al ATP une un grupo fosfato (P) a la proteína, liberándose ADP (difosfato de adenosina). Este proceso da como resultado
c. un cambio en la conformación de la proteína que hace que el Na+ sea liberado afuera de la célula.
d. Un ion K+ en el espacio extracelular se inserta en la proteína de transporte, que en esta conformación ofrece una mejor acopladura para el K+ que para el Na+.
e. El grupo fosfato luego se libera de la proteína, induciendo la conversión a la otra forma, y el ion K+ es liberado en el citoplasma. Ahora, la proteína está lista una vez más para transportar Na+ hacia fuera de la célula.

Para mayor claridad, se muestran en la figura solamente dos iones. Los estudios cuantitativos, sin embargo, han mostrado que cada secuencia de bombeo completo transporta tres iones Na+ hacia fuera y dos iones K+ hacia el interior de la célula. De esta forma, la actividad de la bomba de Na+ / K+ contribuye a generar parte del potencial eléctrico de membrana en las células animales.

La bomba de sodio-potasio está presente en todas las células animales. La mayoría de las células mantienen un gradiente de concentración de iones sodio (Na+) y potasio (K+) a través de la membrana celular: el Na+ se mantiene a una concentración más baja dentro de la célula y el K+ se mantiene a una concentración más alta. El bombeo de iones Na+ y K+ es llevado a cabo por una proteína transportadora ("carrier"), que existe en dos configuraciones alternativas. Una configuración tiene una cavidad que se abre al interior de la célula, en la cual encajan los iones Na+; la otra tiene una cavidad que se abre hacia fuera, en la cual encajan los iones K+. El Na+ dentro de la célula se une a la proteína de transporte. Simultáneamente, una reacción que involucra al ATP, libera energía y da como resultado que un grupo fosfato se una a la proteína. Esto provoca un cambio de la proteína a la configuración alternativa y la liberación del Na+ en el lado externo de la membrana. Ahora, la proteína de transporte está lista para captar K+, lo cual da

como resultado la liberación del grupo fosfato de la proteína, haciendo que ésta vuelva, así, a la primera configuración y libere al K+ en el interior de la célula. Como puede verse, este proceso generará un gradiente de iones Na+ y K+ a través de la membrana. La bomba de sodio-potasio, al regular el pasaje de estos iones, controla el volumen de las células animales. El gradiente generado por la bomba tiene asociada una energía potencial eléctrica que puede ser aprovechada en el transporte activo de otras sustancias que deben atravesar la membrana contra gradiente de concentración.

La difusión facilitada, al igual que la difusión simple discutida previamente, es un proceso pasivo que no requiere despliegue energético por parte de la célula; el transporte activo, en cambio, requiere el gasto de energía celular.



Modos de transporte a través de la membrana celular: transporte pasivo (difusión simple y difusión facilitada) y transporte activo.

En la difusión simple y la difusión facilitada, las moléculas o iones se mueven a favor de un gradiente electroquímico. La energía potencial del gradiente electroquímico dirige estos procesos que son, en lo que concierne a la célula, pasivos. En el transporte activo, por el contrario, las moléculas o los iones se mueven contra un gradiente electroquímico. Para impulsar el transporte activo es necesaria la energía liberada por reacciones químicas celulares. Tanto la difusión facilitada como el transporte activo requieren de la presencia de proteínas integrales de membrana, específicas para el tipo de la sustancia que está siendo transportada. El transporte activo sólo puede ser realizado por las proteínas carrier, mientras que la difusión facilitada puede ser llevada a cabo tanto por las proteínas carrier como por las proteínas canal.

Transporte mediado por vesículas

El cruce a través de la membrana celular, con o sin ayuda de proteínas de transporte, es uno de los principales modos en que las sustancias entran y salen de la célula, pero no es el único. Hay otro tipo de proceso de transporte que involucra vesículas o vacuolas que se forman a partir de la membrana celular o se fusionan con ella.

Por ejemplo, las vesículas se mueven desde los complejos de Golgi a la superficie de la célula. Cuando una vesícula alcanza la superficie celular, su membrana se fusiona con la membrana citoplasmática y expulsa su contenido al exterior. Este proceso es conocido como exocitosis. El transporte por medio de vesículas o vacuolas también puede operar en sentido contrario. En la endocitosis, el material que se incorporará a la célula induce una invaginación de la membrana, produciéndose una vesícula que encierra a la sustancia. Esta vesícula es liberada en el citoplasma. Se conocen tres formas distintas de endocitosis: la fagocitosis ("células comiendo"), la pinocitosis ("células bebiendo") y la endocitosis mediada por receptor; todas ellas requieren energía.

Existen tres tipos de endocitosis.

a. En la fagocitosis, el contacto entre la membrana plasmática y una partícula sólida induce la formación de prolongaciones celulares que envuelven la partícula, englobándola en una vacuola. Luego, uno o varios lisosomas se fusionan con la vacuola y vacían sus enzimas hidrolíticas en el interior de la vacuola.
b. En la pinocitosis, la membrana celular se invagina, formando una vesícula alrededor del líquido del medio externo que será incorporado a la célula.
c. En la endocitosis mediada por receptor, las sustancias que serán transportadas al interior de la célula deben primero acoplarse a las moléculasreceptoras específicas. Los receptores se encuentran concentrados en zonas particulares de la membrana (depresiones) o se agrupan después de haberse unido a las moléculas que serán transportadas. Cuando las depresiones están llenas de receptores con sus moléculas especificas unidas, se ahuecan y se cierran formando una vesícula.

En la fagocitosis, la sustancia ingerida queda en una gran vesícula endocítica llamada fagosoma. El fagosoma frecuentemente se fusiona a un lisosoma que vacía en él sus enzimas, digiriendo o destruyendo los contenidos.

La pinocitosis es un proceso es básicamente idéntico a la fagocitosis. Sin embargo, a diferencia de la fagocitosis, que es un proceso que únicamente se realiza en células especializadas (células fagocíticas), casi todas las células eucarióticas, tanto las de organismos unicelulares como de animales multicelulares, forman continuamente vesículas pinocíticas a partir de su membrana celular.

En la endocitosis mediada por receptor, determinadas proteínas de membrana sirven como receptores de moléculas o macromoléculas específicas que serán transportadas dentro de la célula. Por ejemplo, el colesterol entra en las células animales por este mecanimo.
Existen receptores específicos de la superficie celular que interactúan con detemrinadas moléculas. La unión a partículas específicas provoca la formación de una vesícula que transporta a las moléculas de colesterol al interior de la célula. Algunos receptores, cuando están desocupados o libres, se encuentran dispersos al azar sobre la superficie de la membrana. Esto ocurre, por ejemplo, con los receptores para la hormona insulina. Cuando las moléculas que serán transportadas al interior de la célula se unen a los receptores, éstos se juntan. Posteriormente, se forma una vesícula y los receptores cargados de hormona son transportados al interior de la célula.

Otros receptores difunden por la membrana y se agrupan en áreas específicas aun antes de que se les unan moléculas. En las áreas donde se localizan receptores específicos o en las que se juntan luego de la unión con moléculas específicas, la cara interna, o citoplásmica, de la membrana celular presenta una proteína periférica de membrana, llamada clatrina. Estas áreas, que se ven ligeramente dentadas, se conocen como depresiones recubiertas.

El reclutamiento de los receptores a las depresiones recubiertas depende de la porción citoplasmática del receptor y en algunos casos, como el del receptor de insulina, de que la molécula a transportar se una a a la parte externa del receptor. La clatrina induce la curvatura de la membrana y la formación de las vesículas. Las vesículas que se forman a partir de estas depresiones o vesículas recubiertas, y que contienen a las moléculas de receptor y a sus "pasajeros" adquieren, así, una cubierta externa de clatrina.
La cubierta de clatrina es transitoria y se pierde inmediatamente después de formarse la vesícula.

En otros casos, ni el receptor ni su carga son degradados y la vesícula endocítica es transportada hacia otra región de la membrana plasmática, descargando su contenido nuevamente hacia el exterior de la célula. Este proceso se conoce como transcitosis y permite transferir macromoléculas desde un espacio extracelular a otro, como en el caso de la secreción de anticuerpos desde la sangre hacia el fluido de la leche materna en los mamíferos.

Comunicación célula-célula

Las células individuales no se encuentran aisladas o sólo rodeadas por un medio acuoso. En muchos casos, como en los organismos multicelulares, las células están organizadas en tejidos, grupos de células especializadas con funciones comunes. Los tejidos, a su vez, están organizados en órganos, como el corazón, el cerebro o el riñón, cada uno de los cuales, semejante a una organela subcelular, tiene un diseño que se ajusta a su función específica. En los organismos multicelulares es esencial que las células individuales se comuniquen entre sí, de modo que puedan "colaborar" para crear un órgano o un tejido que funcione armoniosamente.

Las comunicaciones entre células se cumplen por medio de señales químicas, o sea, por medio de sustancias transportadas hacia afuera de una célula y que se trasladan a otra célula. Así, los impulsos nerviosos se transmiten de neurona a neurona, o de neurona a músculo o glándula, a través de moléculas llamadas neurotransmisores. Las células en el cuerpo de una planta o de un animal liberan hormonas que se trasladan a cierta distancia y afectan a otras células del mismo organismo. En el curso del desarrollo, las células embrionarias ejercen influencia sobre la diferenciación de las células vecinas en órganos y tejidos.

Cuando estas sustancias alcanzan la membrana de la célula que es su objetivo (célula blanco), pueden ser transportadas hacia su interior por uno de los procesos que hemos considerado, o bien pueden acoplarse a receptores específicos que se encuentran en la superficie de la membrana. Al unirse el mensajero químico al receptor, se ponen en marcha reacciones químicas dentro de la célula, transmitiendose así el mensaje a una serie de emisarios intracelulares.

Sin embargo, a menudo las células dentro de un tejido o un órgano se comprimen fuertemente, permiten que se produzcan distintos tipos de contactos íntimos y directos. Entre las células vegetales, que están separadas unas de otras por paredes celulares, hay canales llamados plasmodesmos, que atraviesan las paredes y conectan directamente los citoplasmas de células contiguas. Los plasmodesmos contienen generalmente extensiones tubulares del retículo endoplásmico conocidas como desmotúbulos.

En los tejidos animales, las estructuras conocidas como uniones nexus (gap junctions) permiten el pasaje de sustancias entre las células. Estas uniones aparecen como enjambres fijos de canales muy pequeños rodeados por una formación ordenada de proteínas.

Estos canales, a diferencia de los canales iónicos, son poros poco selectivos, que permiten el pasaje libre de cualquier molécula pequeña por debajo de un determinado tamaño. Los experimentos con moléculas marcadas radiactivamente han mostrado que, a través de estos canales, pasan pequeñas moléculas mensajeras y se transmiten señales eléctricas en forma de iones. Por ejemplo, las contracciones de las células musculares en el corazón están sincronizadas por el flujo de iones sodio (Na+) a través de uniones comunicantes.

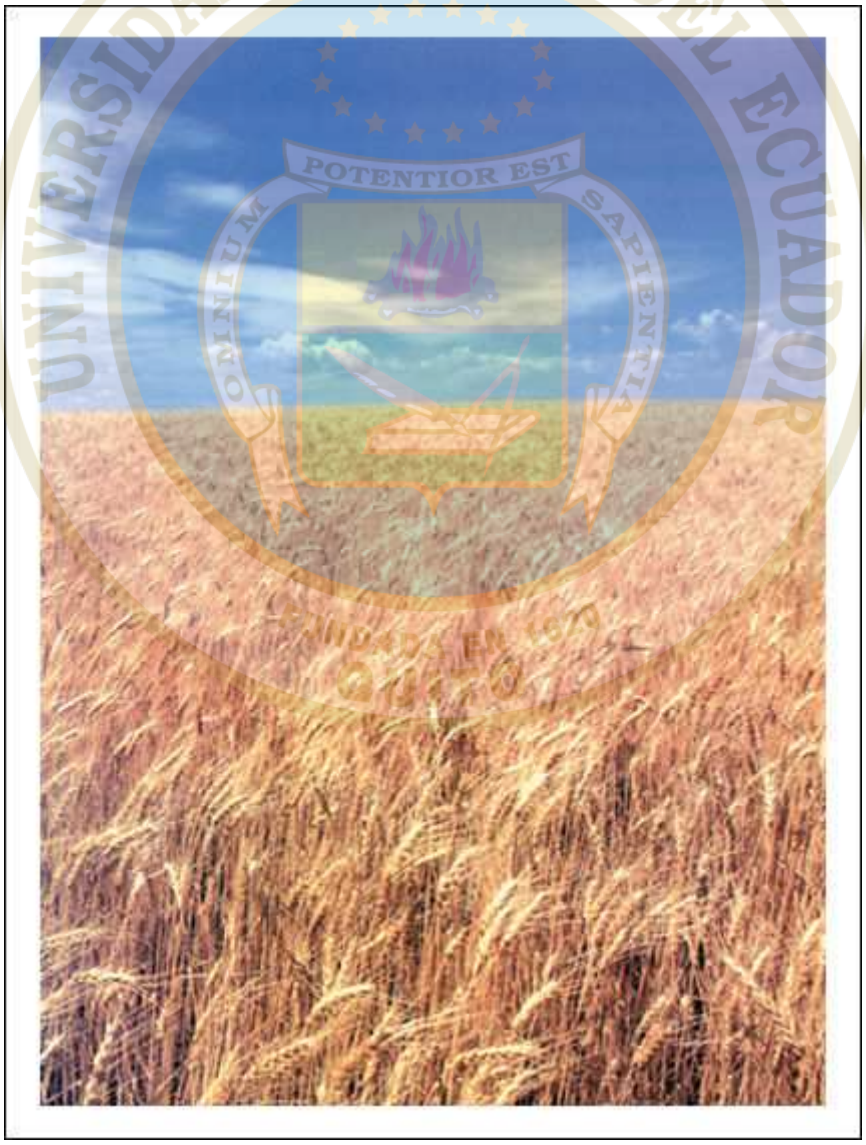
El transporte de materiales entre células vecinas a través de los canales de plasmodesmos o de uniones nexus, o hacia dentro y hacia fuera de las células a través de proteínas integrales de membrana, y por medio de endocitosis y exocitosis, parece corresponder, superficialmente, a tres procesos bastante diferentes. Sin embargo, estos procesos son fundamentalmente similares por el hecho de que los tres dependen de la estructura tridimensional precisa de una gran variedad de moléculas de proteínas específicas. Estas moléculas proteicas, no sólo forman canales a través de los cuales puede ocurrir el transporte, sino que además dotan a la membrana celular de la capacidad para "reconocer" moléculas particulares. Esta capacidad es el resultado de miles de millones de años de un proceso de evolución, que comenzó, hasta donde podemos vislumbrar, con la formación de una frágil película alrededor de unas pocas moléculas orgánicas. Esta película separó las moléculas de su ambiente externo y les permitió mantener el tipo particular de organización que reconocemos como vida.



Sección 2. Los seres vivos y la energía

La vida aquí, sobre la Tierra, depende del flujo de energía procedente de las reacciones termonucleares que tienen lugar en el corazón del Sol. Sólo una pequeña fracción de la energía solar que alcanza a la Tierra se transforma, por medio de una serie de procesos llevados a cabo por las células de las plantas y otros organismos fotosintéticos, en la energía que impulsa todos los procesos vitales. Los sistemas vivos cambian una forma de energía en otra, transformando la energía radiante del Sol en la energía química y mecánica utilizada por todo ser vivo. Este flujo de energía es la esencia de la vida

Existe una serie de principios generales que gobiernan las transformaciones energéticas. Profundizaremos sobre estos principios en el capítulo 7.
Hay dos procesos principales y complementarios por los que la energía fluye a través de la biosfera: la glucólisis y la respiración son procesos de degradación de sustancias por los que se obtiene energía; los examinaremos en el capítulo 8. La fotosíntesis es un proceso por el cual la energía lumínica se convierte en energía química y el carbono se fija en compuestos orgánicos.



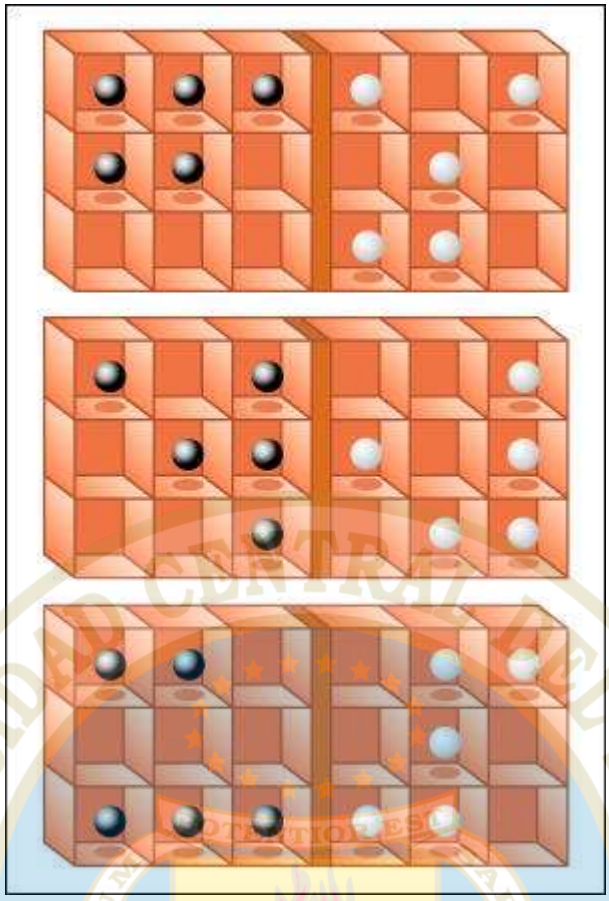
Capítulo 7. El flujo de energía

Los sistemas vivos convierten la energía de una forma en otra a medida que cumplen funciones esenciales de mantenimiento, crecimiento y reproducción. En estas conversiones energéticas, como en todas las demás, parte de la energía útil se pierde en el ambiente en cada paso.
Las leyes de la termodinámica gobiernan las transformaciones de energía. La primera ley establece que la energía puede convertirse de una forma a otra, pero no puede crearse ni destruirse. La segunda ley establece que en el curso de las conversiones energéticas, el potencial termodinámico -o energía potencial termodinámica- de un sistema en el estado final siempre será menor que el potencial termodinámico del mismo sistema en el estado inicial. Otra manera de enunciar la segunda ley de la termodinámica es que todos los procesos naturales tienden a ocurrir en una dirección tal que la entropía (la medida del "grado de desorden" o de "aleatoriedad") del Universo se incrementa. Para mantener la organización de la cual depende la vida, los sistemas vivos deben tener un suministro constante de energía que les permita superar la tendencia hacia el desorden creciente. El Sol es la fuente original de esta energía.
Las transformaciones energéticas en las células vivas implican el movimiento de electrones de un nivel energético a otro y, frecuentemente, de un átomo o molécula a otro. Las reacciones de oxidación-reducción implican movimiento de electrones de un átomo a otro. Un átomo o molécula que pierde electrones se oxida; el que los gana se reduce.
El total de las reacciones químicas que ocurren en las células constituyen el metabolismo. Las reacciones metabólicas ocurren en series, llamadas vías, cada una de las cuales sirve a una función determinada en la célula. Cada paso en una vía es controlado por una enzima específica. Las reacciones escalonadas de las vías enzimáticas les permiten a las células llevar a cabo sus actividades químicas con una notable eficiencia, en lo que concierne a la energía y a los materiales.
Las enzimas funcionan como catalizadores biológicos. Así, disminuyen la energía de activación e incrementan enormemente la velocidad a la que se producen las reacciones químicas. Las reacciones catalizadas por enzimas están bajo un estricto control celular. Los principales factores que influyen sobre la velocidad de las reacciones enzimáticas son las concentraciones de enzima y de sustrato y la disponibilidad de los cofactores requeridos. Muchas enzimas son sintetizadas por las células o activadas sólo cuando son necesarias.
El ATP es el principal transportador de energía en la mayoría de las reacciones que tienen lugar en los sistemas vivos. Las células son capaces de llevar a cabo procesos y reacciones endergónicas (tales como reacciones biosintéticas, transporte activo o el movimiento de microtúbulos) acoplándolas a reacciones exergónicas que suministran un exceso de energía. Estas reacciones acopladas generalmente involucran a compuestos trifosfato como el ATP u otros. Las familias de enzimas denominadas quinasas y fosforilasas adicionan o remueven un grupo fosfato a otra molécula respectivamente. La transferencia de grupos fosfato -o fosforilación- cumple un papel importante en la regulación de muchas reacciones químicas de la célula.

Las leyes de la termodinámica

La primera ley de la termodinámica establece que la energía puede convertirse de una forma a otra, pero no puede crearse ni destruirse. La energía puede almacenarse en varias formas y luego transformarse en otras. Cuando los organismos oxidan carbohidratos, convierten la energía almacenada en los enlaces químicos en otras formas de energía. En una noche de verano, por ejemplo, una luciérnaga convierte la energía química en energía cinética, en calor, en destellos de luz y en impulsos eléctricos que se desplazan a lo largo de los nervios de su

cuerpo. Las aves y los mamíferos convierten la energía química en la energía térmica necesaria para mantener su temperatura corporal, así como en energía mecánica, energía eléctrica y otras formas de energía química. En el caso de las reacciones químicas, esto significa que la suma de la energía de los productos de la reacción y la de la energía liberada en la reacción misma es igual a la energía inicial de las sustancias que reaccionan.
La segunda ley establece que en el curso de las conversiones energéticas, el potencial termodinámico -o energía potencial termodinámica- de un sistema en el estado final siempre será menor que el potencial termodinámico del mismo sistema en el estado inicial. La diferencia entre los potenciales termodinámicos de los estados inicial y final se conoce como cambio en la energía libre (o de Gibss) § del sistema y se simboliza como DG.
Las reacciones exergónicas (que liberan energía) tienen un DG negativo y las reacciones endergónicas (que requieren de energía) tienen un DG positivo. Los factores que determinan el DG incluyen DH, el cambio en el contenido de calor, y DS, el cambio en la entropía, que es una medida del comportamiento aleatorio o desorden del sistema. Estos factores se relacionan según la siguiente fórmula: DG=DH - TDS.
La entropía de un sistema es una medida del "grado de desorden" o "grado de aleatoriedad" de ese sistema. Supongamos que dividimos el espacio contenido en una caja en pequeños compartimientos y queremos distribuir moléculas de dos gases -a las que llamaremos moléculas "blancas" y moléculas "negras"- en esos compartimientos. Hay muchas más maneras de disponer las moléculas dentro de la caja si no establecemos ninguna restricción que si pedimos, por ejemplo, que todas las moléculas "blancas" estén de un lado de la caja y todas las "negras" del otro. Decimos que el sistema de moléculas está más "ordenado" en el último caso. Pero, ¿qué significa esto? Si representamos el "orden" del sistema con el número de maneras de disponer sus elementos internamente, un número mayor de maneras de disponer los elementos implica un sistema menos ordenado, o bien, más desordenado. Diremos que la entropía del sistema está asociada al número de maneras mencionado, de forma que un sistema más desordenado posee mayor entropía.
Entonces, otra manera de enunciar la segunda ley de la termodinámica es que todos los procesos naturales tienden a ocurrir en una dirección tal que la entropía del Universo se incrementa. Para mantener la organización de la cual depende la vida, los sistemas vivos deben tener un suministro constante de energía que les permita superar la tendencia hacia el desorden creciente. El Sol es la fuente original de esta energía.



En la figura se muestran tres maneras distintas de disponer moléculas de dos gases diferentes en una caja con una restricción: las "moléculas blancas" se colocan de un lado y las "moléculas negras" del otro. Cuanto más restricciones pongamos, más ordenado está el sistema.

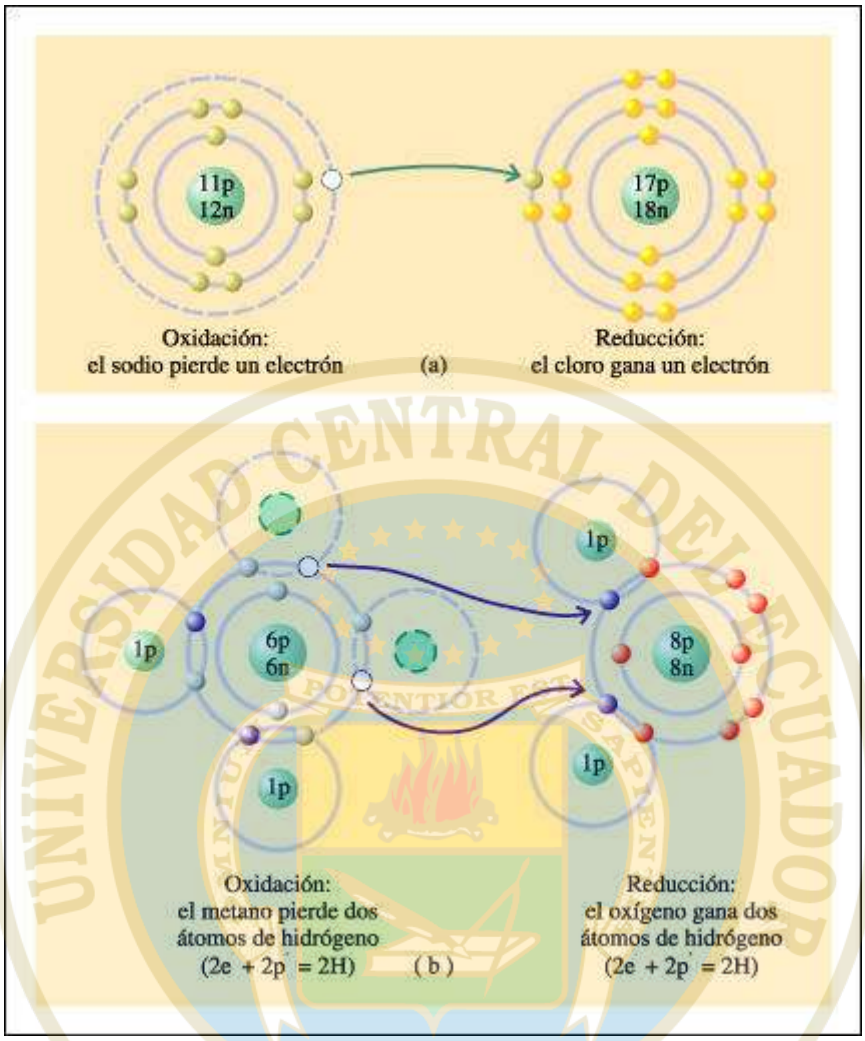
Reacciones de oxidación-reducción

Los electrones poseen diferentes cantidades de energía potencial dependiendo de su distancia al núcleo del átomo y de la atracción ejercida por el núcleo sobre ellos. Un ingreso de energía lanzará a un electrón a un nivel energético más alto, pero si no se añade energía, el electrón permanecerá en el nivel energético más bajo que encuentre disponible.

Las reacciones químicas son, esencialmente, transformaciones de energía en virtud de las cuales la energía almacenada en los enlaces químicos se transfiere a otros enlaces químicos recién formados. En estas transferencias, los electrones se desplazan de un nivel de energía a otro. En muchas reacciones, los electrones pasan de un átomo o molécula a otro. Estas reacciones, que son de gran importancia en los sistemas vivos, se conocen como de oxidación-reducción -o redox-. La pérdida de un electrón se denomina oxidación y el átomo o molécula que pierde el electrón se dice que se ha oxidado. La razón de que la pérdida de electrones se conozca como oxidación es que el oxígeno, que atrae muy fuertemente a los electrones, es el que por lo general actúa como aceptor de electrones.

La reducción es, por el contrario, la ganancia de un electrón. La oxidación y la reducción siempre ocurren simultáneamente, porque el electrón que pierde el átomo oxidado es aceptado por otro átomo que se reduce en el proceso. En las

reacciones de oxidación-reducción se produce un movimiento de electrones de un átomo a otro. Un átomo o molécula que pierde electrones se oxida; el que los gana se reduce.



Una reacción de oxidación-reducción.

a. La oxidación del sodio y la reducción del cloro.
b. Otra reacción de oxidación-reducción; oxidación parcial del metano (CH4).

En algunas reacciones de oxidación-reducción, como la oxidación del sodio y la reducción del cloro, se transfiere únicamente un electrón de un átomo a otro. Estas simples reacciones son típicas de los elementos o de las moléculas inorgánicas. En otras reacciones de oxidación-reducción, como esta oxidación parcial del metano (CH4), electrones y protones van juntos.
En estas reacciones -muy comunes entre moléculas orgánicas- la oxidación es la pérdida de átomos de hidrógeno y la reducción es la ganancia de átomos de hidrógeno. Cuando un átomo de oxígeno gana dos átomos de hidrógeno, como se muestra en la figura, evidentemente el producto es una molécula de agua.
En los sistemas vivos, las reacciones que capturan energía (fotosíntesis) y las reacciones que liberan energía (glucólisis y respiración), son reacciones de oxidación-reducción. La oxidación completa de un mol de glucosa libera 686 kilocalorías de energía libre; de modo inverso, la reducción del dióxido de carbono para formar un mol de glucosa almacena 686 kilocalorías de energía libre en los enlaces químicos de la glucosa. Si esta energía fuera liberada de una sola vez, la

mayor parte se disiparía como calor. Esto no solamente no sería útil para la célula, sino que la alta temperatura resultante sería letal. Sin embargo, la vida ha evolucionado adquiriendo mecanismos que regulan la marcha de estas reacciones químicas y una multitud de otras, de modo tal que la energía se almacena en enlaces químicos particulares de los que puede ser liberada en pequeñas cantidades cuando la célula lo necesite. Estos mecanismos, con la aparición de nuevos tipos de moléculas, permiten un aprovechamiento eficaz de la energía sin alterar el delicado equilibrio que caracteriza a los sistemas biológicos. Implican generalmente secuencias de reacciones, algunas de las cuales son reacciones de oxidación-reducción. Aunque cada reacción en la secuencia representa solamente un pequeño cambio en la energía libre, el cambio global de energía libre para la secuencia puede ser considerable.

El metabolismo

En cualquier sistema vivo el intercambio de energía ocurren a través de miles de reacciones químicas diferentes, muchas de las cuales se producen simultáneamente. La suma de todas estas reacciones se conoce como metabolismo (del griego metabole, que significa "cambio"). Si nos limitáramos meramente a enumerar la lista de las reacciones químicas individuales, sería difícil, en verdad, entender el flujo de energía a través de una célula. Afortunadamente, hay algunos principios que nos guían por el laberinto del metabolismo celular. Primero, virtualmente todas las reacciones químicas que tienen lugar en una célula involucran enzimas, grandes moléculas de proteína que desempeñan papeles muy específicos. Segundo, los bioquímicos son capaces de agrupar estas reacciones en una serie ordenada de pasos, que comúnmente se llama vía; una vía puede tener una docena o más de reacciones o pasos secuenciales. Cada vía sirve a una función en la vida global de la célula o del organismo. Más aun, ciertas vías tienen muchos pasos en común, por ejemplo, las que están vinculadas con la síntesis de los aminoácidos o de las distintas bases nitrogenadas. Algunas vías convergen; por ejemplo, la vía por la cual se degradan las grasas para producir energía conduce a la vía por la cual se degrada la glucosa para producir energía.
La mayor parte del metabolismo es notablemente similar aun en los organismos más diversos; las diferencias en muchas de las vías metabólicas de los seres humanos, los robles, los hongos y las medusas son muy leves. Algunas vías, por ejemplo la glucólisis y la respiración están en casi todos los sistemas vivos.
El total de las reacciones químicas involucradas en la síntesis se llama anabolismo. Las células también están constantemente involucradas en la ruptura de moléculas de mayor tamaño; estas actividades se conocen colectivamente como catabolismo. El catabolismo cumple con dos propósitos:

1. Liberar la energía que será usada por el anabolismo y otros trabajos de la célula y
2. Suministrar la materia prima que será usada en los procesos anabólicos.

La presencia de las enzimas es fundamental para que las reacciones químicas puedan ocurrir dentro de una célula viva.

Las enzimas

Para reaccionar, las moléculas deben poseer suficiente energía, la energía de activación, a fin de chocar con suficiente fuerza para superar su repulsión mutua y debilitar los enlaces químicos existentes. Las enzimas actúan como catalizadores; disminuyen la energía de activación incrementando enormemente la velocidad a la que se producen las reacciones químicas en las células. Una reacción no catalizada requiere más energía de activación que una catalizada, como una reacción

enzimática. La menor energía de activación en presencia del catalizador frecuentemente está dentro del intervalo de energía que poseen las moléculas, de tal modo que la reacción puede ocurrir rápidamente, sin adición o con poca adición de energía.
Las enzimas son grandes moléculas de proteínas globulares cuyo modo de plegamiento asegura que grupos particulares de aminoácidos formen un sitio activo. Cuando las enzimas pierden su estructura tridimensional característica, se dice que están desnaturalizadas. Las moléculas reactivas, conocidas como sustrato, se ajustan con precisión a este sitio activo. Aunque la conformación de una enzima puede cambiar temporalmente en el curso de una reacción, no se altera permanentemente.
La velocidad de las reacciones enzimáticas también se ve influida por la temperatura y por el pH, que afectan la atracción entre los aminoácidos de la molécula proteica y también entre el sitio activo y el sustrato. Muchas enzimas requieren de cofactores, que pueden ser iones simples, tales como Mg2+ o Ca2+, o como moléculas orgánicas no proteicas conocidas como coenzimas. Muchas coenzimas, como el NAD, funcionan como transportadores de electrones, y diferentes coenzimas mantienen a los electrones en niveles energéticos ligeramente distintos. Muchas vitaminas son parte de coenzimas.
En la interacción entre la enzima y el sustrato, el sitio activo de la enzima se ajusta a la superficie enfrentada de la molécula de sacarosa. El ajuste es tan exacto, que una molécula compuesta, por ejemplo, de dos subunidades de glucosa, no se vería afectada por la acción de esta enzima.
Una forma precisa de control enzimático es la interacción alostérica. La interacción alostérica ocurre cuando una molécula distinta del sustrato se combina con una enzima en un sitio diferente del sitio activo y, al hacer esto, altera la conformación del sitio activo tornándolo funcional o no funcional. La inhibición por retroalimentación ocurre cuando el producto de una reacción enzimática, ya sea al final o en una bifurcación de una vía determinada, actúa como efector alostérico, inhibiendo temporalmente la actividad de una enzima, en un paso anterior de la vía. De esta manera, el efector alostérico detiene temporalmente la serie de reacciones químicas.
Las enzimas también pueden estar reguladas por inhibición competitiva, en la cual una molécula, semejante al sustrato normal, compite por el sitio activo. La inhibición competitiva puede ser revertida aumentando las concentraciones de sustrato. Los inhibidores no competitivos se unen en otro sitio de la molécula, alterando la estructura terciaria, de modo que la enzima ya no puede funcionar. La inhibición no competitiva habitualmente es reversible, pero no por el incremento en la concentración de sustrato. Los inhibidores irreversibles se unen permanentemente al sitio activo o desorganizan irreparablemente la estructura terciaria.

El ATP

Todas las actividades biosintéticas de la célula, muchos de sus procesos de transporte y una diversidad de otras actividades requieren de energía. Una gran proporción de esta energía es suministrada por una sola sustancia: el adenosín trifosfato o ATP. La glucosa y otros carbohidratos son formas de almacenamiento de energía y también formas en las que se transfiere energía de célula a célula y de organismo a organismo. En cierto sentido, son como el dinero depositado en un banco. Sin embargo, el ATP es como el cambio de bolsillo: es la moneda energética de la célula que puede gastarse de inmediato.
La molécula de ATP está formada por la base nitrogenada adenina, el azúcar de cinco carbonos ribosa y tres grupos fosfato. Los tres grupos fosfato están unidos por dos enlaces covalentes que se rompen con facilidad, produciendo cada uno aproximadamente 7 kilocalorías de energía por mol.

En los sistemas biológicos, las reacciones endergónicas, como las de biosíntesis, se producen gracias a la energía liberada en las reacciones exergónicas con las que están acopladas. En la mayoría de las reacciones acopladas, el ATP es el intermediario que conduce la energía de una reacción a otra.
La estructura interna de la molécula de ATP la hace inusualmente adecuada para este papel en los sistemas vivos. En el laboratorio, la energía se libera de la molécula de ATP cuando se elimina el tercer fosfato por hidrólisis dejando ADP (adenosín difosfato) y un fosfato:

ATP + H2O => ADP + fosfato

En el curso de esta reacción, se liberan unas 7 kilocalorías de energía por mol de ATP. La eliminación del segundo fosfato produce AMP (adenosín monofosfato) y libera una cantidad equivalente de energía:

ADP + H2O => AMP + fosfato

Los enlaces covalentes que unen a estos dos fosfatos al resto de la molécula se simbolizan con el signo ~, y durante muchos años se llamaron enlaces de "alta energía", término incorrecto y confuso. Estos enlaces no son fuertes, como los enlaces covalentes entre el carbono y el hidrógeno, que tienen una energía de enlace de 98,8 kcal/mol. Al contrario, son enlaces que se rompen fácilmente y liberan, como vimos, una cantidad de energía, aproximadamente 7 kcal/mol, adecuada para impulsar muchas de las reacciones endergónicas esenciales de la célula. Además, la energía liberada no surge totalmente del movimiento de los electrones de enlace hacia niveles energéticos más bajos. Es también el resultado de un reordenamiento de los electrones en otros orbitales de las moléculas de ADP o de ATP. Cada uno de los grupos fosfato lleva cargas negativas y, por eso, tienden a repelerse. Cuando se elimina un grupo fosfato, la molécula sufre un cambio en la configuración electrónica, lo cual da como resultado una estructura con menos energía.



Capítulo 8. Glucólisis y respiración

La oxidación de la glucosa es una fuente principal de energía en la mayoría de las células. Cuando la glucosa se degrada en una serie de pequeños pasos por medio de enzimas, una proporción significativa de la energía contenida en la molécula vuelve a empaquetarse en los enlaces fosfato de las moléculas de ATP.
La primera fase en la degradación de la glucosa es la glucólisis que se efectúa en el citoplasma de la célula. La segunda fase es la respiración aeróbica, que requiere oxígeno y, en las células eucarióticas, tiene lugar en las mitocondrias. La respiración comprende el ciclo de Krebs y el transporte terminal de electrones acoplado al proceso de fosforilación oxidativa. Todos estos procesos están

íntimamente relacionados.
En condiciones anaeróbicas, el proceso de fermentación transforma al ácido pirúvico producido por la glucólisis o en etanol o en ácido láctico.
Es posible saber cómo y en qué cantidad la energía química, originalmente presente en la molécula de glucosa, se recupera en forma de ATP en el curso de la degradación de la molécula de glucosa. Así, es posible calcular el rendimiento energético global de la oxidación de la glucosa, que puede dar como resultado un máximo de 38 moléculas de ATP. La actividad de la glucólisis y la respiración están reguladas de acuerdo con las necesidades energéticas de la célula
Hasta ahora nos hemos referido a la degradación de la molécula de glucosa, pero otras moléculas alimenticias, que incluyen a las grasas, los polisacáridos y las proteínas, pueden ser también degradadas a compuestos que pueden ingresar en las vías centrales -glucólisis y ciclo de Krebs- en diferentes pasos. La biosíntesis de compuestos orgánicos utiliza los compuestos precursores derivados de intermediarios en la secuencia respiratoria y es impulsada por la energía derivada de esos procesos. Así, otras vías catabólicas y anabólicas están íntimamente interrelacionadas.

Un panorama general de la oxidación de la glucosa

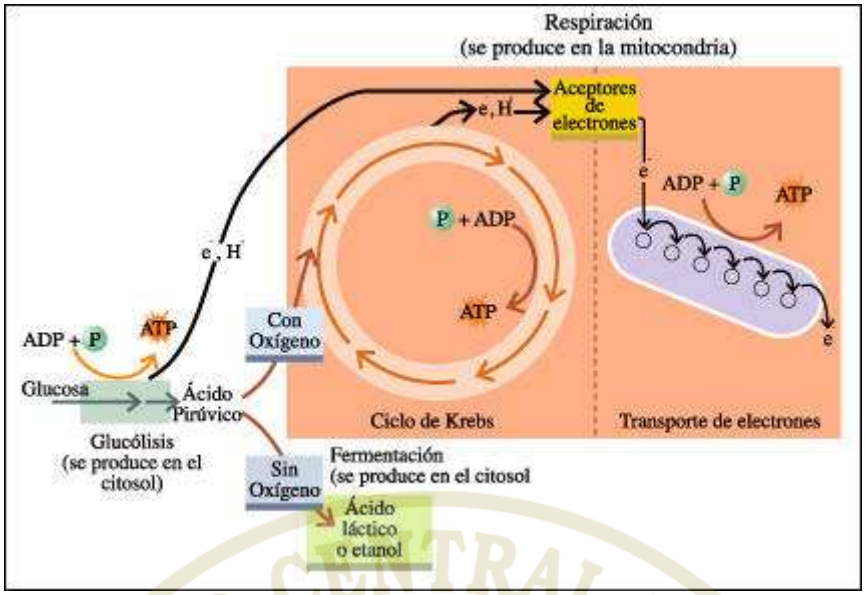
La oxidación consiste en la pérdida de un electrón y la reducción es la ganancia de un electrón. Dado que en las reacciones de oxido-reducción espontáneas, los electrones van de niveles de energía mayores a niveles de energía menores, cuando una molécula se oxida, habitualmente libera energía cuando. En la oxidación de la glucosa, los enlaces carbono-carbono (C-C), carbono-hidrógeno (C-H) y oxígeno-oxígeno (O-O) se cambian por enlaces carbono-oxígeno (C-O) e hidrógeno-oxígeno (H-O), a medida que los átomos de oxígeno atraen y acaparan electrones. La ecuación resumida de este proceso es:

Glucosa + Oxígeno => Dióxido de Carbono + Agua + Energía

o bien,

$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 => 6CO_2 + 6H_2O$
***G = -686 kcal/mol**

Los sistemas vivos son expertos en conversiones energéticas. Su organización les permite atrapar esta energía libre, de modo que no se disipe al azar, sino que pueda usarse para hacer el trabajo de la célula. Aproximadamente el 40% de la energía libre desprendida por la oxidación de la glucosa se conserva en la conversión de ADP a ATP.



Esquema global de la oxidación de la glucosa.

En presencia de oxígeno, el ácido pirúvico entra en el ciclo de Krebs donde se sintetiza más ATP y se transfieren más electrones y protones a las coenzimas. Estas coenzimas aceptoras de electrones transfieren su carga a la cadena transportadora de electrones a lo largo de la cual, paso a paso, los electrones caen a niveles inferiores de energía. A medida que esto ocurre, se fabrica mucho más ATP. Al final de la cadena transportadora, los electrones se reúnen con los protones y se combinan con el oxígeno, formándose agua. En ausencia de oxígeno, el ácido pirúvico puede convertirse en ácido láctico o etanol. Este proceso, llamado fermentación, no produce ATP, pero regenera las moléculas de coenzima aceptoras de electrones, necesarias para que la glucólisis continúe.

Glucólisis

La glucólisis § es un proceso en el cual una molécula de glucosa de 6 carbonos se escinde en dos moléculas de 3 carbonos de ácido pirúvico. Este proceso da como resultado un rendimiento neto de dos moléculas de ATP (a partir de ADP y fosfato inorgánico) y dos moléculas de NADH (a partir de NAD+).
La glucólisis comienza con una molécula de glucosa. En este proceso, primero se invierte energía por transferencia de un grupo fosfato desde una molécula de ATP, una por cada paso, a la molécula de azúcar. La molécula de 6 carbonos luegos se escinde y, de allí en adelante, la secuencia produce energía. En cierto momento se reduce una molécula de NAD+ a NADH y H+ almacenandose parte de la energía producida por la oxidación del gliceraldehído fosfato. En los pasos finales las moléculas de ADP toman energía del sistema, fosforilándose a ATP.

Resumiendo: para iniciar la secuencia glucolítica es necesaria la energía de los enlaces fosfato de dos moléculas de ATP. Posteriormente se producen dos moléculas de NADH a partir de dos de NAD+ y cuatro de ATP a partir de cuatro de ADP:

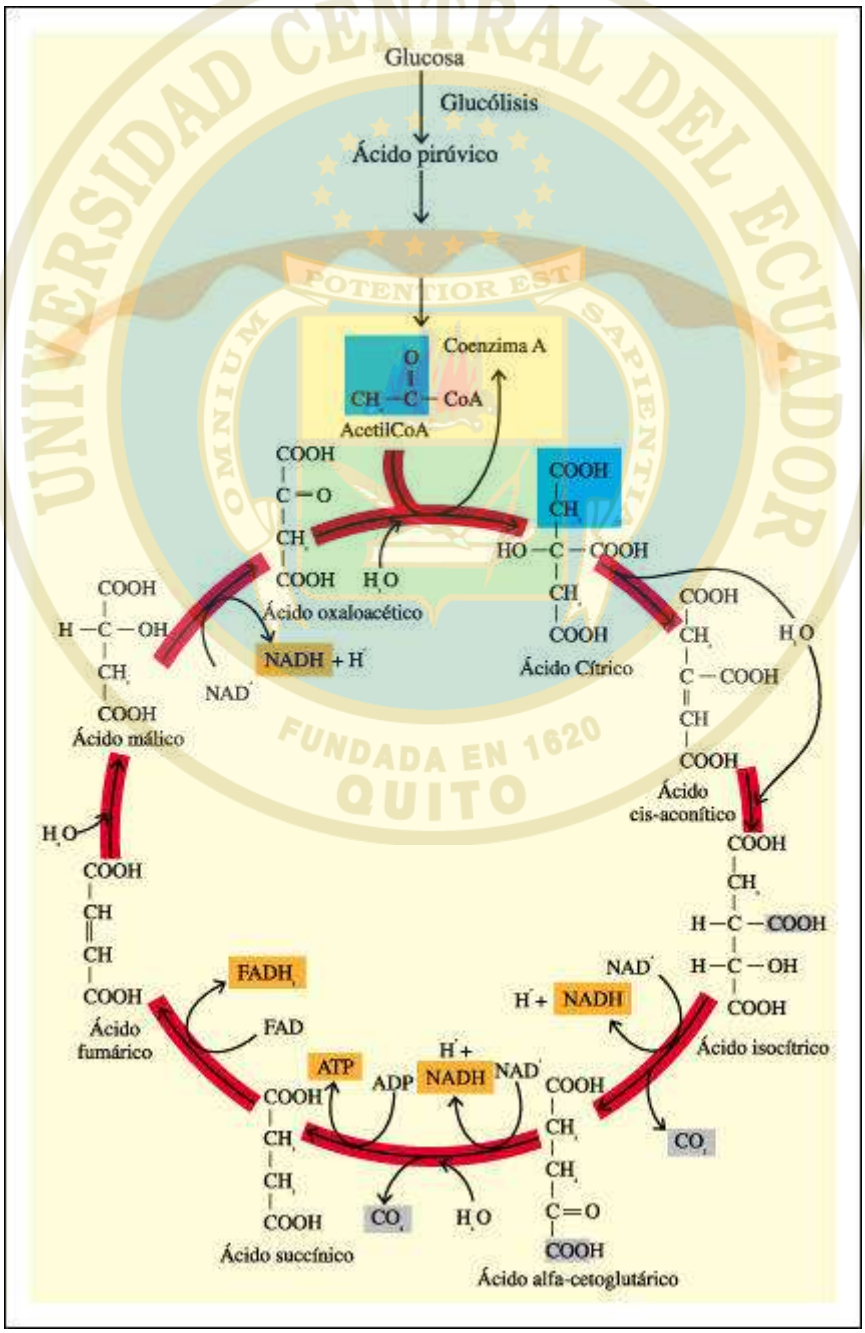
Glucosa + 2ATP + 4ADP + 2Pi + 2NAD+ =>
2 Ácido pirúvico + 2ADP + 4ATP + 2NADH + 2H+ + 2H2O

De esta forma, una molécula de glucosa se convierte en dos moléculas de ácido pirúvico. La ganancia neta, la energía recuperada, es dos moléculas de ATP y dos

moléculas de NADH por molécula de glucosa. Las dos moléculas de ácido pirúvico contienen todavía una gran parte de la energía que se encontraba almacenada en la molécula de glucosa original. La serie de reacciones que constituyen la glucólisis se lleva a cabo virtualmente en todas las células vivas, desde las células procarióticas hasta las células eucarióticas de nuestros propios cuerpos.

Respiración

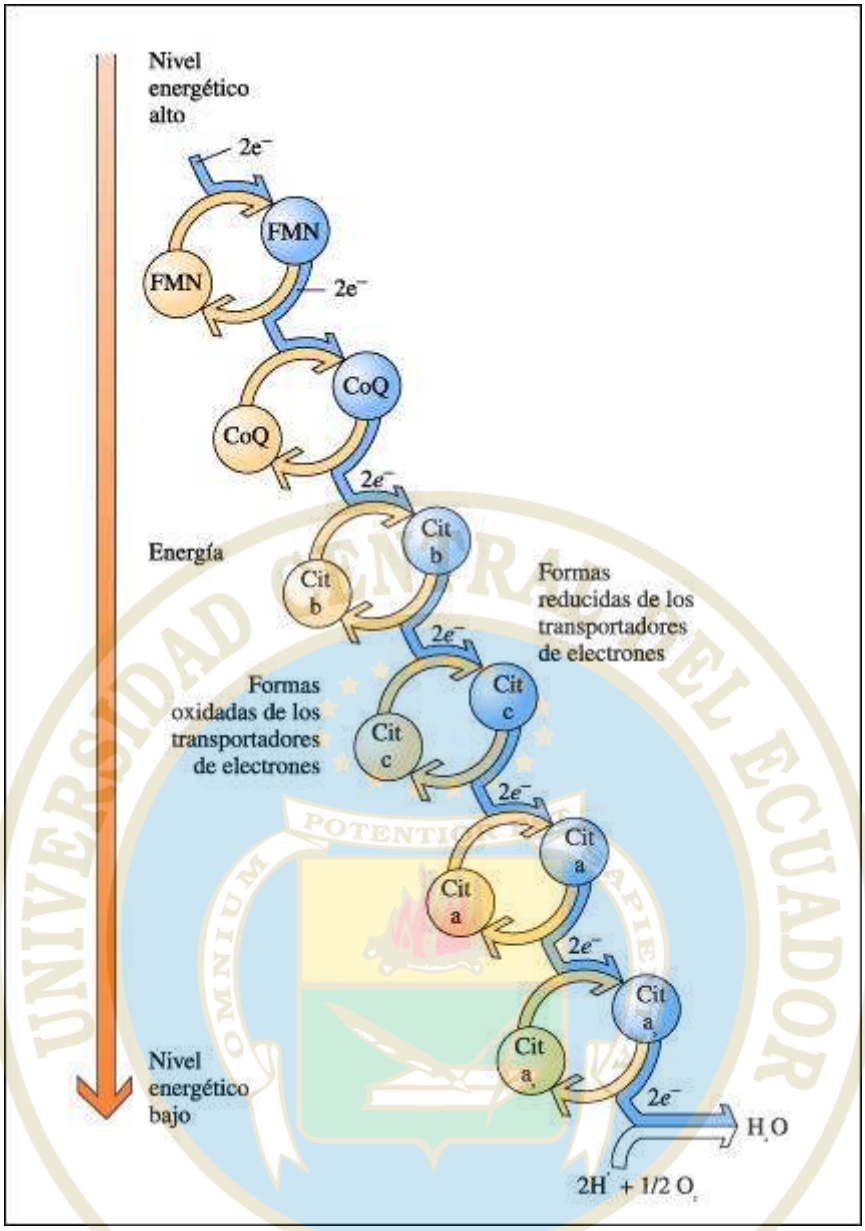
La respiración se desarrolla en dos etapas: el ciclo de Krebs y el transporte terminal de electrones. En el curso de la respiración, las moléculas de tres carbonos de ácido pirúvico producido por la glucólisis son degradadas a grupos acetilo de dos carbonos, que luego entran al ciclo de Krebs. En una serie de reacciones en el ciclo de Krebs, el grupo acetilo de dos carbonos es oxidado completamente a dióxido de carbono. En el curso de la oxidación de cada grupo acetilo se reducen cuatro aceptores de electrones (tres NAD+ y un FAD) y se forma otra molécula de ATP.



El ciclo de Krebs.

En el ciclo de Krebs. los carbonos donados por el grupo acetilo se oxidan a dióxido de carbono y los electrones pasan a los transportadores de electrones. Lo mismo que en la glucólisis, en cada paso interviene una enzima específica. La coenzima A es el nexo entre la oxidación del ácido pirúvico y el ciclo de Krebs. A modo de resumen: en el ciclo de Krebs se producen una molécula de ATP, tres moléculas de NADH y una molécula de FADH2 que representan la producción de energía de este ciclo. Se necesitan dos vueltas del ciclo para completar la oxidación de una molécula de glucosa. Así, el rendimiento energético total del ciclo de Krebs para una molécula de glucosa es dos moléculas de ATP, seis moléculas de NADH y dos moléculas de FADH.

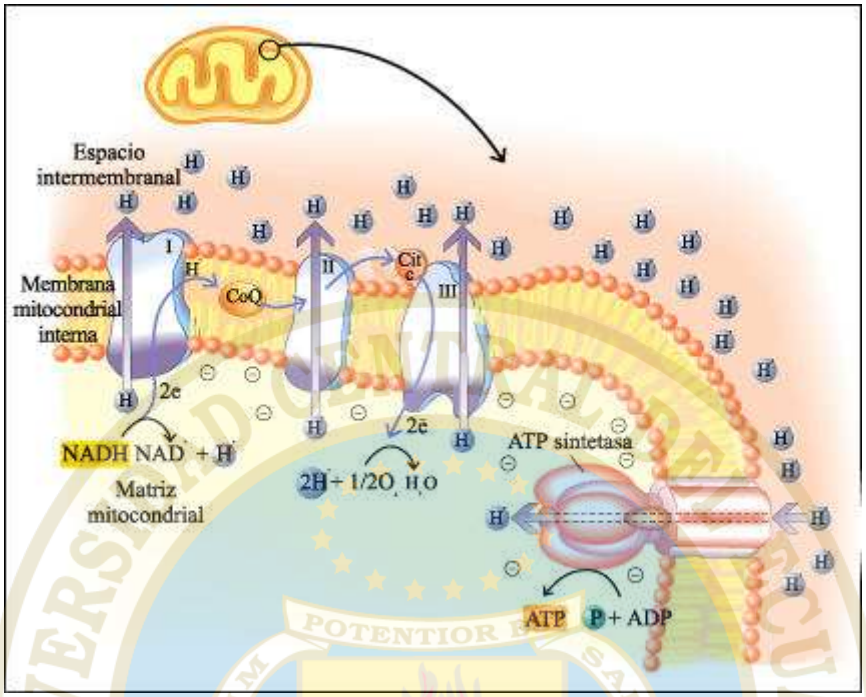
La etapa final de la respiración es el transporte terminal de electrones, que involucra a una cadena de transportadores de electrones y enzimas embutidas en la membrana interna de la mitocondria. A lo largo de esta serie de transportadores de electrones, los electrones de alta energía transportados por el NADH de la glucólisis y por el NADH y el FADH2 del ciclo de Krebs van "cuesta abajo" hasta el oxígeno. En tres puntos de su pasaje a lo largo de toda la cadena de transporte de electrones, se desprenden grandes cantidades de energía libre que impulsan el bombeo de protones (iones H+) hacia el exterior de la matriz mitocondrial. Esto crea un gradiente electroquímico a través de la membrana interna de la mitocondria. Cuando los protones pasan a través del complejo de ATP sintetasa, a medida que vuelven a fluir a favor del gradiente electroquímico al interior de la matriz, la energía liberada se utiliza para formar moléculas de ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico. Este mecanismo, en virtud del cual se lleva a cabo la fosforilación oxidativa, se conoce como acoplamiento quimiosmótico.



Representación esquemática de la cadena transportadora de electrones.

En esta representación de la cadena respiratoria, las moléculas que se indican: flavina mononucleótido (FMN), coenzima Q (CoQ) y los citocromos b, c, a y a3, son los principales transportadores de electrones de la cadena. Al menos otras nueve moléculas transportadoras funcionan como intermediarias además de las que se muestran aquí. Los electrones transportados por la NADH entran en la cadena cuando son transferidos a la FMN, que entonces se reduce (azul). Casi instantáneamente, el FMN cede los electrones al CoQ. El FMN vuelve así a su forma oxidada (naranja), listo para recibir otro par de electrones, y la CoQ se reduce. CoQ entonces pasa los electrones al siguiente aceptor, y vuelve a su forma oxidada. El proceso se repite en sentido descendente. Los electrones, al pasar por la cadena respiratoria, van saltando a niveles energéticos sucesivamente inferiores. Los electrones que son transportados por el FADH2 se encuentran en un nivel energético ligeramente inferior que los del NADH. En consecuencia, entran en la cadena de transporte más abajo, a la altura de la CoQ. Los electrones finalmente son aceptados por el oxígeno, que se combina con protones (iones hidrógeno) en solución, y forman agua.

Los electrones que son transportados por el FADH2 se encuentran en un nivel energético ligeramente inferior que los del NADH. En consecuencia, entran en la cadena de transporte más abajo, a la altura de la CoQ. Los electrones finalmente son aceptados por el oxígeno, que se combina con protones (iones hidrógeno) en solución, para formar agua.



La fosforilación oxidativa.

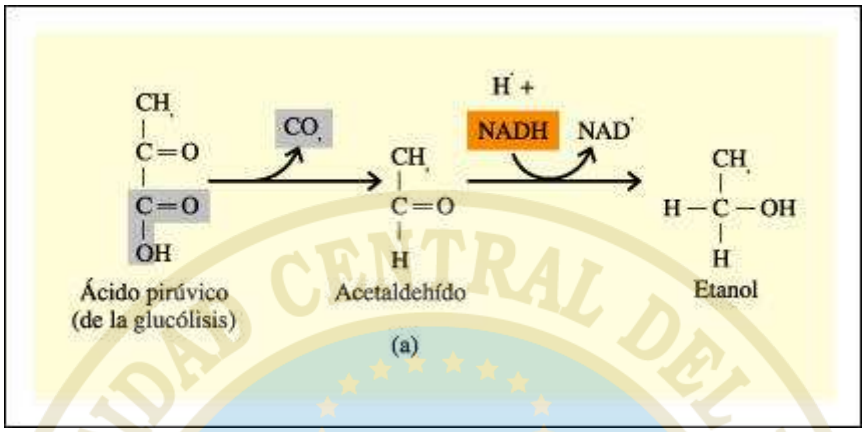
De acuerdo con la teoría quimiosmótica, los protones son bombeados hacia afuera de la matriz mitocondrial, a medida que los electrones descienden a lo largo de la cadena de transporte electrónico, que se encuentra en la membrana mitocondrial interna. El movimiento de protones a favor del gradiente electroquímico, a medida que pasan a través del complejo de la ATP sintetasa, suministra la energía por medio de la cual se regenera el ATP a partir del ADP y el fosfato inorgánico. El número exacto de protones bombeados fuera de la matriz, a medida que cada par de electrones desciende a lo largo de esta cadena, aún debe ser determinado, al igual que el número que debe fluir a través de la ATP sintetasa por cada molécula de ATP que se forma. Se estima que la membrana interna de una mitocondria, en la célula hepática, tiene mas de 10.000 copias de cadenas transportadoras de electrones y complejos ATP sintetasa.

Las vías anaerobias

En ausencia de oxígeno, el ácido pirúvico puede seguir una de varias vías llamadas anaeróbicas. Veremos brevemente dos de las vías anaeróbicas más interesantes. El ácido pirúvico puede convertirse en etanol (alcohol etílico) o en uno de varios ácidos orgánicos diferentes, de los cuales el ácido láctico es el más común. El producto de reacción depende del tipo de célula. Por ejemplo, las levaduras, presentes como "florescencias" en el hollejo de las uvas, pueden crecer con o sin oxígeno. Cuando los jugos azucarados de las uvas y de otras frutas se extraen y se almacenan en condiciones anaeróbicas, las levaduras transforman el jugo de fruta en vino, convirtiendo la glucosa en etanol. Cuando el azúcar se agota, las levaduras dejan de funcionar; en este momento, la concentración de alcohol es entre 12% y

17% dependiendo de la variedad de uvas y de la estación en la cual fueron cosechadas.

En el primer paso de la glucólisis se desprende dióxido de carbono. En el segundo, se oxida el NADH y se reduce el acetaldehído. La mayor parte de la energía química de la glucosa permanece en el alcohol, que es el producto final de la secuencia. Sin embargo, regenerando NAD+, estos pasos permiten que la glucólisis continúe, con su pequeño, pero en algunos casos vitalmente necesario, rendimiento de ATP.



Pasos por los cuales el ácido pirúvico, formado en la glucólisis, se convierte anaeróbicamente en etanol.

El ácido láctico se forma a partir del ácido pirúvico, por acción de una variedad de microorganismos y también por algunas células animales cuando el O2 es escaso o está ausente.



Reacción enzimática que produce ácido láctico anaeróbicamente a partir de ácido pirúvico en las células musculares.

En el curso de esta reacción, el NADH se oxida y el ácido pirúvico se reduce. Las moléculas de NAD+ producidas en esta reacción se reciclan en la secuencia glucolítica. Sin este reciclado, la glucólisis no puede seguir adelante. La acumulación de ácido láctico da como resultado dolor y fatiga muscular.
Por ejemplo, se produce en las células musculares de los vertebrados durante ejercicios intensos, como en el caso de una carrera. Cuando corremos rápido, aumentamos la frecuencia respiratoria, incrementando de este modo el suministro de oxígeno, pero incluso este incremento puede no ser suficiente para satisfacer los requerimientos inmediatos de las células musculares. Sin embargo, las células pueden continuar trabajando y acumular lo que se conoce como deuda de oxígeno. La glucólisis continúa, utilizando la glucosa liberada por el glucógeno almacenado

en el músculo, pero el ácido pirúvico resultante no entra en la vía aeróbica de la respiración sino que se convierte en ácido láctico que, a medida que se acumula, disminuye el pH del músculo y reduce la capacidad de las fibras musculares para contraerse, produciendo la sensación de fatiga muscular. El ácido láctico se difunde en la sangre y es llevado al hígado. Posteriormente, cuando el oxígeno es más abundante (como resultado de la inspiración y espiración profunda que siguen al ejercicio intenso) y se reduce la demanda de ATP, el ácido láctico se resintetiza en ácido pirúvico y nuevamente en glucosa o glucógeno.
¿Por qué el ácido pirúvico se convierte en ácido láctico sólo para volver a convertirse en ácido pirúvico? La función de la conversión inicial es simple: usa el NADH y regenera el NAD+, sin el cual la glucólisis no podría continuar.

Rendimiento energético global

La glucólisis produce dos moléculas de ATP directamente y dos moléculas de NADH.

La conversión de ácido pirúvico en acetil CoA, que ocurre dentro de la mitocondria, produce dos moléculas de NADH por cada molécula de glucosa y rinde, de esta forma, seis moléculas de ATP.

El ciclo de Krebs, que también se desarrolla dentro de la mitocondria, produce dos moléculas de ATP, seis de NADH y dos de FADH2, o un total de 24 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa.

La producción total a partir de una molécula de glucosa es un máximo de 38 moléculas de ATP.

El cambio de energía libre (DG) que ocurre durante la glucólisis y la respiración es -686 kilocalorías por mol.

Aproximadamente 266 kilocalorías por mol (7 kilocalorías por cada uno de los 38 moles de ATP) han sido capturadas en los enlaces fosfatos de las moléculas de ATP, que equivale a una eficiencia de casi un 40 por ciento.

Las moléculas de ATP, una vez formadas, son exportadas a través de la membrana de la mitocondria por un sistema de cotransporte que al mismo tiempo ingresa una molécula de ADP por cada ATP exportado.

Resumen del rendimiento energético máximo obtenido por la oxidación completa de la glucosa

Proceso		Producción de moléculas en: Citosol	Matriz mitocondrial	Transporte electrónico	
Glucólisis		2 ATP			2 ATP
		2 NADH		6 ATP	6 ATP*
Respiración	Ácido Pirúvico a acetil CoA		2 x (1 NADH)	2 x (3 ATP)	6 ATP
	Ciclo de Krebs		2 x (1 ATP)		2 ATP
			2 x (3 NADH)	2 x (9 ATP)	18 ATP
			2 x (1 FADH2)	2 x (2 ATP)	4 ATP
				Total:	38 ATP

* En algunas células, el costo energético de transportar electrones desde el NADH formado en la glucólisis, a través de la membrana interna del mitocondrio, baja la producción neta de estos 2 NADH a 4 ATP; así, la producción máxima total en estas células es 36 ATP.

En algunas células, el costo energético de transportar electrones desde el NADH formado en la glucólisis, a través de la membrana interna de la mitocondria, baja la producción neta de estos 2 NADH a 4 ATP; así, la producción máxima total en estas células es 36 ATP. El número exacto de moléculas de ATP formadas depende de cuánta energía del gradiente protónico se utiliza para impulsar otros procesos de transporte mitocondriales y del mecanismo mediante el cual son transportados a la cadena respiratoria los electrones de las moléculas de NADH formados en la glucólisis. Generalmente, casi el 40% de la energía libre producida en la oxidación de la glucosa se retiene en forma de moléculas de ATP recién sintetizadas.

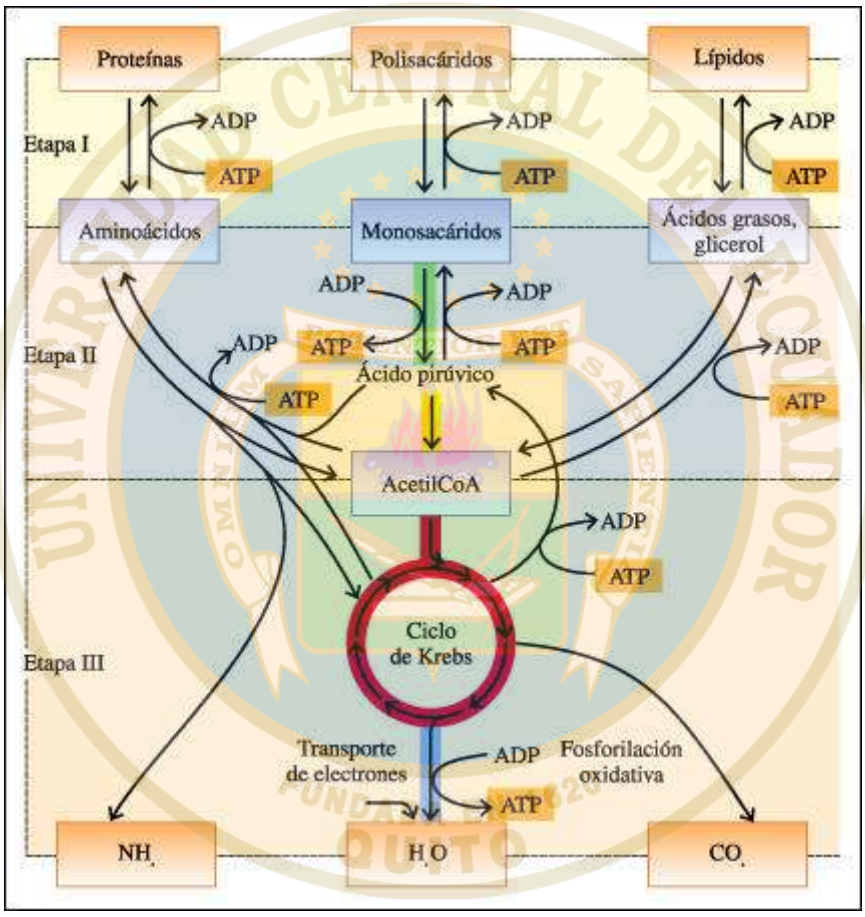
Regulación de la glucólisis y la respiración

Los procesos de oxidación de la glucosa y la respiración aeróbica están finamente regulados de modo que la célula disponga siempre de cantidades adecuadas de ATP. La regulación se lleva a cabo mediante el control de enzimas que participan en pasos claves de esta vía metabólica. La glucólisis está sincronizada con las necesidades energéticas de la célula; a través de un mecanismo de retroalimentación, la fosfofructoquinasa es inhibida por altas concentraciones de ATP. El ATP, por otra parte, es un inhibidor a través de una interacción alostérica de inhibición del primer paso enzimático del ciclo de Krebs (citrato sintetasa). Por lo tanto, altas concentraciones de ATP bloquean el proceso oxidativo del acetil CoA que lleva a la producción de NADH y FADH2. A su vez, la reacción enzimática que lleva a la formación del acetil CoA, sustrato del ciclo de Krebs, está regulada negativamente por la concentración del producto.
Los electrones continuarán fluyendo a lo largo de la cadena de transporte de electrones, suministrando energía para crear y mantener el gradiente de protones, solamente si se dispone de ADP para convertirse en ATP. Así, la fosforilación oxidativa está regulada por el suministro y la demanda. Cuando los requerimientos energéticos de la célula disminuyen, se usan menos moléculas de ATP, hay menos moléculas de ADP disponibles y el flujo electrónico disminuye.
La regulación enzimática por retroalimentación permite controlar las velocidades de reacción en forma casi instantánea en respuesta a fluctuaciones en el metabolismo. Sin embargo, las células tienen otros mecanismos de regulación enzimática a más largo plazo. Estos últimos involucran a la fosforilación que es llevada a cabo por las quinasas. La fosforilación de enzimas específicas puede activarlas, y así se regulan ciertos procesos metabólicos. Además la remoción de grupos fosfato por parte de las enzimas fosfatasas también interviene en la regulación metabólica.

Otras vías catabólicas y anabólicas

La mayoría de los organismos no se alimentan directamente de glucosa. ¿Cómo extraen energía de las grasas o de las proteínas? La respuesta radica en el hecho que el ciclo de Krebs es un gran centro de comunicaciones para el metabolismo de energía. Otros alimentos son degradados y convertidos a moléculas que pueden entrar en esta vía central.
Dado que muchas de estas sustancias, como las proteínas y los lípidos, pueden degradarse y entrar en la vía central, se puede suponer que es posible el proceso inverso, o sea, que los distintos intermediarios de la glucólisis y del ciclo de Krebs pueden servir como precursores para la biosíntesis. Y así es. Sin embargo, las vías biosintéticas, aunque son semejantes a las catabólicas, se diferencian de ellas. Hay enzimas diferentes que controlan los pasos y hay varios pasos críticos del anabolismo que difieren de los de los procesos catabólicos.
Para que ocurran las reacciones de las vías catabólica y anabólica debe haber un suministro constante de moléculas orgánicas que puedan ser degradadas para

producir energía y deben estar presentes moléculas que serán los ladrillos de construcción. Sin el suministro de estas moléculas, las vías metabólicas dejan de funcionar y la vida del organismo finaliza. Las células heterótrofas (incluyendo a las células heterótrofas de los vegetales, tales como las células de las raíces) dependen de fuentes externas, específicamente de células autótrofas, para obtener las moléculas orgánicas que son esenciales para la vida. Las células autótrofas, por el contrario, son capaces de sintetizar monosacáridos a partir de moléculas inorgánicas simples y de una fuente externa de energía. Luego, estos monosacáridos se utilizan no sólo para suministrar energía, sino también como sillares de construcción para la variedad de moléculas orgánicas que se sintetizan en las vías anabólicas. Las células autótrofas más importantes, sin lugar a dudas, son las células fotosintéticas de las algas y las plantas que capturan la energía de la luz solar y la utilizan para sintetizar las moléculas de monosacáridos de las cuales depende la vida en este planeta.



Vías principales del catabolismo y el anabolismo en la célula.

Biosíntesis

Las vías de degradación de la glucosa, no sólo son centrales para el catabolismo, sino también para los procesos biosintéticos que constituyen el anabolismo de la vida. Estos procesos son las vías de síntesis de las distintas moléculas y macromoléculas que constituyen un organismo.
Dado que muchas de estas sustancias, como las proteínas y los lípidos, pueden degradarse y entrar en la vía central, se puede suponer que es posible el proceso inverso, o sea, que los distintos intermediarios de la glucólisis y del ciclo de Krebs pueden servir como precursores para la biosíntesis. Y así es. Sin embargo, las vías biosintéticas, aunque son semejantes a las catabólicas, se diferencian de ellas. Hay

enzimas diferentes que controlan los pasos y hay varios pasos críticos del anabolismo que difieren de los de los procesos catabólicos.
Para que ocurran las reacciones de las vías catabólica y anabólica debe haber un suministro constante de moléculas orgánicas que puedan ser degradadas para producir energía y deben estar presentes moléculas que serán los ladrillos de construcción. Sin el suministro de estas moléculas, las vías metabólicas dejan de funcionar y la vida del organismo finaliza. Las células heterótrofas (incluyendo a las células heterótrofas de los vegetales, tales como las células de las raíces) dependen de fuentes externas, específicamente de células autótrofas, para obtener las moléculas orgánicas que son esenciales para la vida. Las células autótrofas, por el contrario, son capaces de sintetizar monosacáridos a partir de moléculas inorgánicas simples y de una fuente externa de energía. Luego, estos monosacáridos se utilizan no sólo para suministrar energía, sino también como sillares de construcción para la variedad de moléculas orgánicas que se sintetizan en las vías anabólicas. Las células autótrofas más importantes, sin lugar a dudas, son las células fotosintéticas de las algas y las plantas que capturan la energía de la luz solar y la utilizan para sintetizar las moléculas de monosacáridos de las cuales depende la vida en este planeta.



Capítulo 9. Fotosíntesis, luz y vida

La vida sobre la Tierra depende de la luz. La energía lumínica es capturada por los organismos fotosintéticos quienes la usan para formar carbohidratos y oxígeno libre a partir del dióxido de carbono y del agua, en una serie compleja de reacciones. En la fotosíntesis, la energía lumínica se convierte en energía química y el carbono se fija en compuestos orgánicos. La ecuación generalizada para este proceso es:

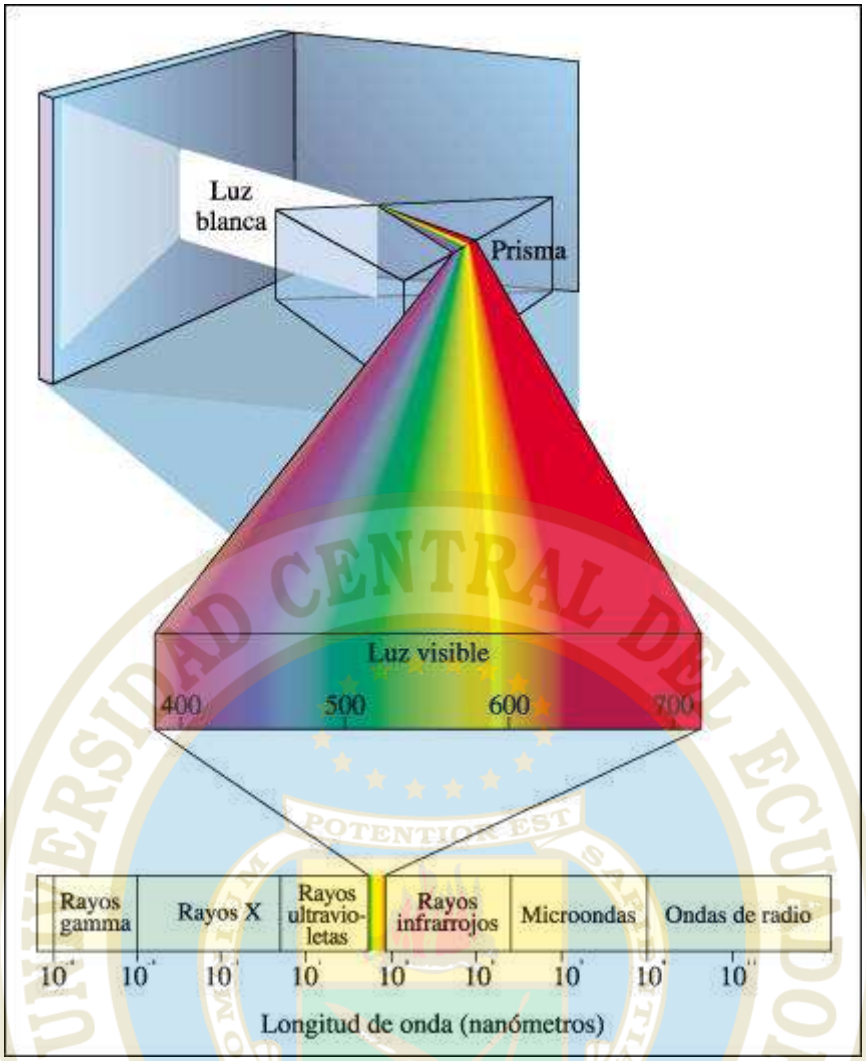
$CO_2 + 2H_2A$ + energía lumínica => $(CH_2O) + H_2O + 2A$

en la cual H_2A significa agua o alguna otra sustancia cuyos electrones puedan ser desprendidos.
La energía lumínica es capturada por el mundo vivo por medio de pigmentos. La fotosíntesis en los eucariotas ocurre dentro de organelas llamadas cloroplastos, que están rodeados por dos membranas. Dentro de las membranas del cloroplasto está contenida una solución de compuestos orgánicos e iones, conocida como estroma, y un sistema complejo de membranas internas fusionadas que forman sacos llamados tilacoides. Los tilacoides se apilan formando los grana. Los pigmentos y otras moléculas responsables de la captura de la luz están situados en las membranas tilacoides, una serie de membranas internas que se encuentran en los cloroplastos. En los procariotas fotosintéticos, que no contienen organelas internas, los tilacoides pueden formar parte de la membrana celular, pueden aparecer aislados en el citoplasma o constituir, como en el caso de las cianobacterias, una compleja estructura de la membrana interna.
La fotosíntesis ocurre en dos etapas. Hace unos 200 años se demostró que se

requiere luz para este proceso. La evidencia de que la fotosíntesis puede ser influenciada por distintos factores llevó a distinguir una etapa dependiente de la luz -o de las reacciones "lumínicas"- y una etapa enzimática, independiente de la luz, las reacciones "oscuras". Ahora se sabe que de las dos etapas que pueden distinguirse en la fotosíntesis, una sola de ellas requiere luz en forma directa.
Se ha postulado un modelo para explicar cómo ocurren las reacciones que capturan energía. Según este modelo, la energía lumínica incide sobre pigmentos antena del Fotosistema II; luego, los electrones pasan cuesta abajo al Fotosistema I, a lo largo de una cadena de transportadores de electrones. Este pasaje genera un gradiente de protones que impulsa la síntesis de ATP a partir de ADP, proceso llamado fotofosforilación.
Al igual que la fosforilación oxidativa en las mitocondrias, la fotofosforilación en los cloroplastos es un proceso quimiosmótico. En las reacciones de fijación del carbono los productos de la primera etapa de la fotosíntesis se usan en la síntesis de moléculas orgánicas. Estas reacciones, que ocurren en el estroma, forman parte de un proceso denominado Ciclo de Calvin. Las moléculas orgánicas obtenidas en el Ciclo de Calvin -azúcares de seis carbonos- son usadas por las células vegetales para elaborar glúcidos, aminoácidos y ácidos grasos. Estas moléculas son utilizadas in situ para los propios fines de la planta y para exportar a otras partes de su cuerpo.

La naturaleza de la luz

La luz blanca se separa en sus colores componentes cuando pasa a través de un prisma, el "célebre fenómeno de los colores", como lo llamaba Newton. La luz visible es sólo una pequeña porción del vasto espectro electromagnético. De acuerdo con el llamado modelo corpuscular de la luz, un haz de luz está compuesto por pequeños paquetes de energía, denominados actualmente cuantos de luz o fotones.
La energía de un fotón no es la misma para todos los tipos de luz, sino que, en realidad, es inversamente proporcional a la longitud de onda: cuanto mayor sea la longitud de onda, menor será la energía. Los fotones de luz violeta, por ejemplo, tienen casi el doble de energía que los fotones de luz roja, que es la longitud de onda visible más larga. Para el ojo humano, el espectro visible va desde la luz violeta -cuyos rayos de longitudes de onda más cortos son de 380 nanómetros- a la luz roja, cuyos rayos visibles de mayor longitud son de 750 nanómetros.



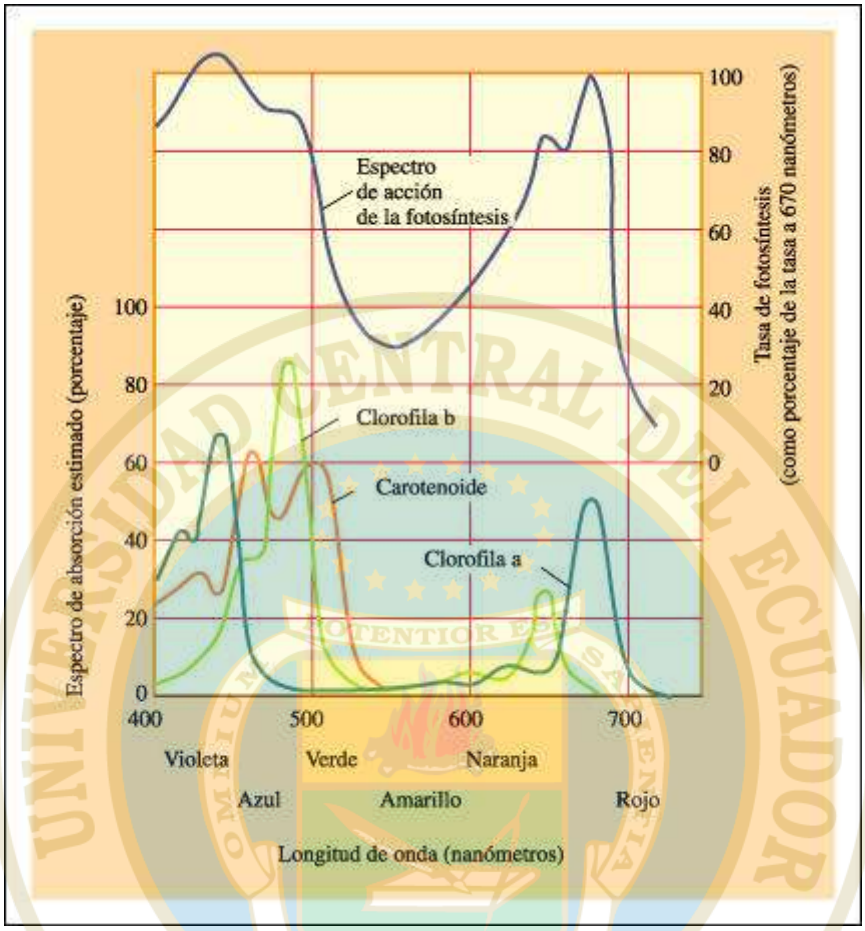
La luz blanca es, en realidad, una mezcla de colores diferentes, que van desde el violeta, en un extremo del espectro, hasta el rojo, en el otro.

La clorofila y otros pigmentos

Para que la energía lumínica pueda ser usada por los sistemas vivos, primero debe ser absorbida. Aquí entran en juego los pigmentos. Un pigmento es cualquier sustancia que absorbe luz. Algunos pigmentos absorben luz de todas las longitudes de onda y, por lo tanto, parecen negros. Otros solamente absorben ciertas longitudes de onda, transmitiendo o reflejando las longitudes de onda que no absorben.

Los pigmentos que intervienen en la fotosíntesis de los eucariotas incluyen las clorofilas y los carotenoides. Diferentes grupos de plantas y algas usan varios pigmentos en la fotosíntesis. Hay varios tipos diferentes de clorofila que varían ligeramente en su estructura molecular. En las plantas, la clorofila a es el pigmento involucrado directamente en la transformación de la energía lumínica en energía química. La mayoría de las células fotosintéticas también contienen un segundo tipo de clorofila -en las plantas es la clorofila b. Con respecto a los carotenoides, uno de los que se encuentran en las plantas es el beta-caroteno. Los carotenoides son pigmentos rojos, anaranjados o amarillos. En las hojas verdes su color está enmascarado por las clorofilas, que son más abundantes. En algunos tejidos, sin embargo, como los del tomate maduro, predominan los colores reflejados por los carotenoides. Lo mismo ocurre en las células foliares cuando dejan de sintetizar

clorofila en el otoño.
La luz absorbida por los pigmentos lanza los electrones a niveles energéticos más altos. Dada la forma en que los pigmentos están compactados en las membranas, son capaces de transferir su energía a moléculas reactivas de clorofila a, empaquetadas en una forma particular.

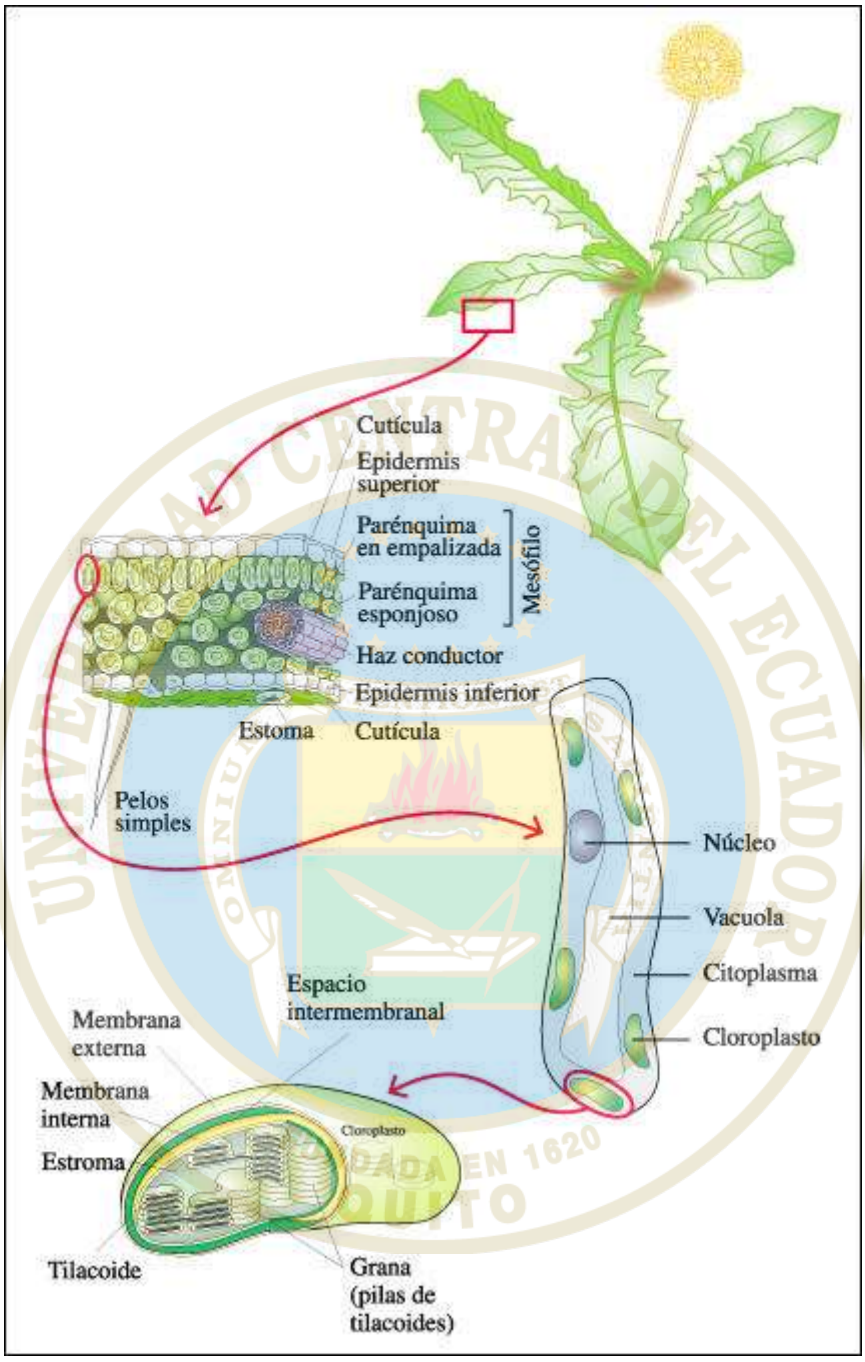


La curva superior muestra el espectro de acción § de la fotosíntesis, y las curvas inferiores, los espectros de absorción § para distintos pigmentos: la clorofila a, la clorofila b y los carotenoides que se encuentran dentro del cloroplasto.

Las membranas fotosintéticas: *los tilacoides*

La unidad estructural de la fotosíntesis en los eucariotas fotosintéticos es el cloroplasto. Dentro del cloroplasto se encuentran las membranas tilacoides, una serie de membranas internas que contienen los pigmentos fotosintéticos. Cada tilacoide tiene habitualmente la forma de un saco aplanado o vesícula.
Los tejidos internos de la hoja están completamente encerrados por células epidérmicas transparentes, cubiertas con una capa cerosa, la cutícula. El oxígeno, el dióxido de carbono y otros gases entran en la hoja principalmente a través de aberturas especiales, los estomas. Los gases y el vapor de agua llenan los espacios existentes entre las células de la capa esponjosa, entrando y saliendo de las células por difusión. El agua, absorbida por las raíces, entra en la hoja por medio de los vasos del xilema del haz conductor, en tanto que los azúcares, producto de la fotosíntesis, dejan la hoja a través de un tejido conductor conocido como floema, viajando a otras partes de la planta, entre ellas, los órganos no fotosintetizantes. La mayor parte de la fotosíntesis se realiza en las células del parénquima en empalizada, células alargadas que se encuentran directamente por debajo de la epidermis superior y que constituyen el mesófilo. Tienen una vacuola central

grande y numerosos cloroplastos que se mueven dentro de la célula, orientándose con respecto a la luz. La luz es capturada en las membranas de los tilacoides, dentro de los cloroplastos.

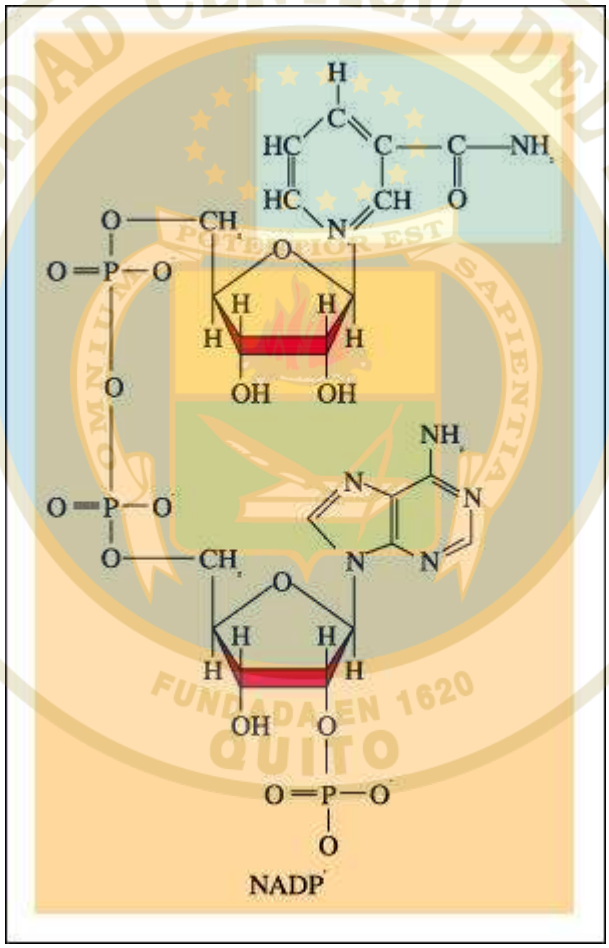


Viaje dentro de un cloroplasto.

Las etapas de la fotosíntesis

La evidencia de que la fotosíntesis puede ser influenciada por distintos factores llevó a distinguir una etapa dependiente de la luz, la etapa llamada de reacciones "lumínicas", y una etapa enzimática, independiente de la luz, las reacciones "oscuras". Los términos reacciones "lumínicas" y "oscuras" han creado mucha confusión pues, aunque las reacciones "oscuras" no requieren de la luz como tal, sino solamente de los productos químicos de las reacciones "lumínicas", pueden

ocurrir tanto en la luz como en la oscuridad. Más aun, trabajos recientes han mostrado que varias enzimas que controlan reacciones "oscuras" claves son reguladas indirectamente por la luz. Como resultado, estos términos han caído en desuso y están siendo reemplazados por vocablos que describen más precisamente los procesos que ocurren durante cada etapa de la fotosíntesis: las reacciones que capturan energía y las reacciones de fijación del carbono.
En la primera etapa de la fotosíntesis, la luz es absorbida por las moléculas de clorofila a, que están compactadas de un modo especial en las membranas tilacoides. Los electrones de las moléculas de clorofila a son lanzados a niveles energéticos superiores, y, en una serie de reacciones, su energía adicional es usada para formar ATP a partir de ADP y para reducir una molécula transportadora de electrones conocida como NADP+. El NADP+ es muy semejante al NAD+ y también se reduce por la adición de dos electrones y de un protón, formando NADPH. Sin embargo, los papeles biológicos de estas moléculas son notablemente distintos. El NADH generalmente transfiere sus electrones a otros transportadores de electrones, que continúan transfiriéndolos en pasos discretos a niveles de energía sucesivamente más bajos.



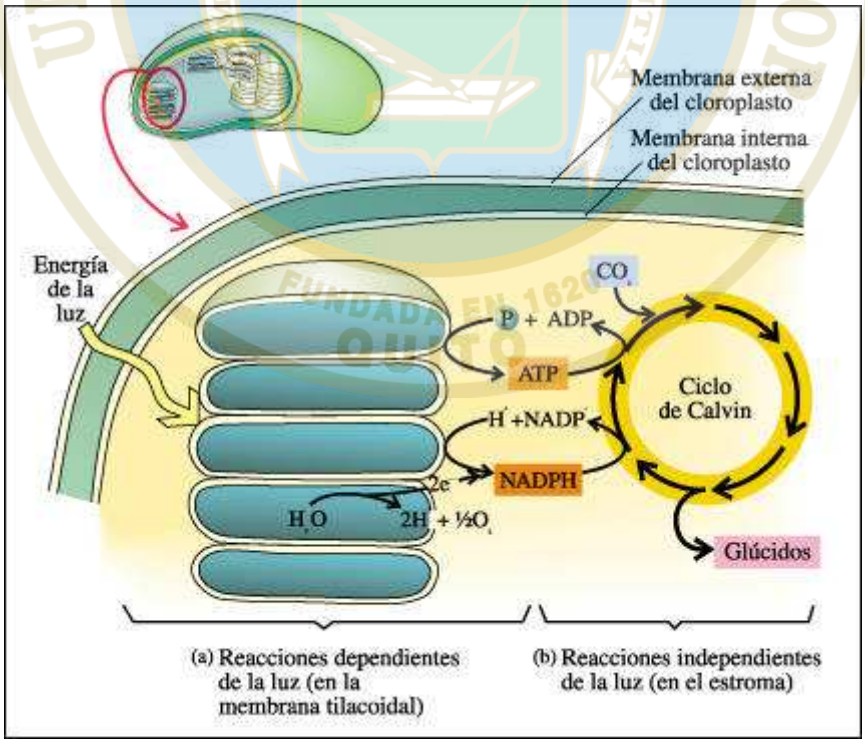
Esquema de la molécula de NADP+.

En el curso de esta transferencia de electrones se forman moléculas de ATP. En contraste, el NADPH proporciona energía directamente a los procesos biosintéticos de la célula que requieren grandes ingresos de energía. En esta primera etapa de la fotosíntesis, también se escinden moléculas de agua, suministrando electrones que reemplazan a los que han sido lanzados desde las moléculas de clorofila a. La escisión de las moléculas de agua es la causa de que se forme oxígeno libre, que difunde hacia el exterior.

En la segunda etapa de la fotosíntesis, el ATP y el NADPH formados en la primera etapa se utilizan para reducir el carbono del dióxido de carbono a un azúcar simple. Así, la energía química almacenada temporalmente en las moléculas de ATP y de NADPH se transfiere a moléculas adecuadas para el transporte y el almacenamiento de energía en las células de las algas o en el cuerpo de las plantas. La resultante de este proceso es pues la formación de un esqueleto de carbono, a partir del cual pueden construirse luego otras moléculas orgánicas. La incorporación inicial de CO2 en compuestos orgánicos se conoce como fijación del carbono. Los pasos por los cuales se lleva a cabo, llamados las reacciones de fijación del carbono, ocurren en el estroma del cloroplasto.

Resumen de las etapas de la fotosíntesis

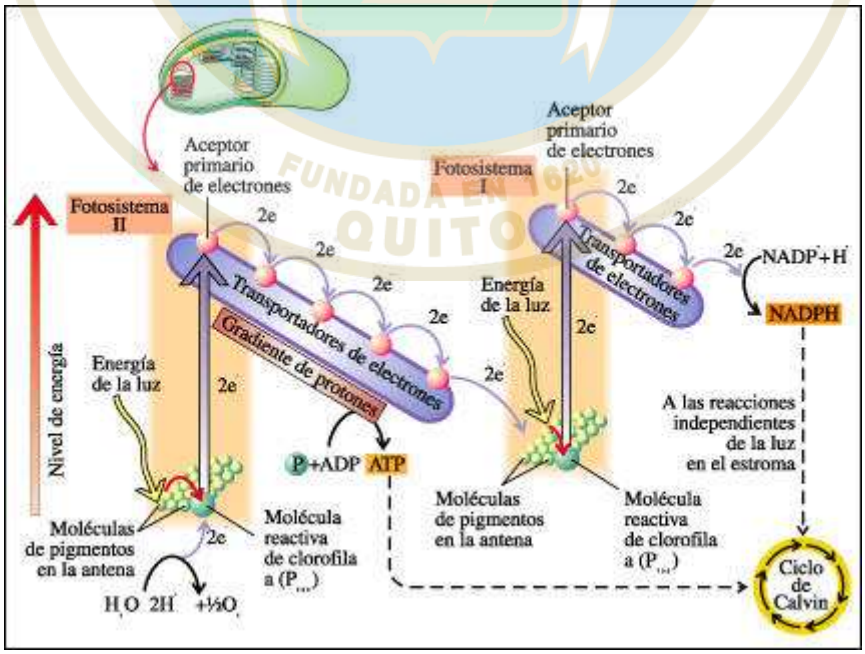
	Condiciones	¿En dónde?	¿Qué ocurre aparentemente?
Reacciones que Capturan energía	Luz	Tilacoides	La luz que incide sobre el Fotosistema II lanza electrones cuesta arriba. Estos electrones son reemplazados por electrones de moléculas de agua que, al escindirse, liberan O_2. Los electrones luego pasan cuesta abajo, a lo largo de una cadena de transporte de electrones, al Fotosistema I y de éste -nuevamente cuesta abajo- al NADP, que se reduce formando NADPH. Como resultado de este proceso, se forma un gradiente de potencial electroquímico merced al cual se produce ATP a través de un mecanismo quimiosmótico
Reacciones de fijación de carbono	No requieren luz, aunque algunas enzimas son reguladas por ella	Estroma	Ciclo de Calvin. El NADP y el ATP formados en las reacciones que capturan energía lumínica se utilizan para reducir el dióxido de carbono. El ciclo produce gliceraldehído fosfato, a partir del cual puede formarse glucosa y otros compuestos orgánicos



Esquema global de la fotosíntesis

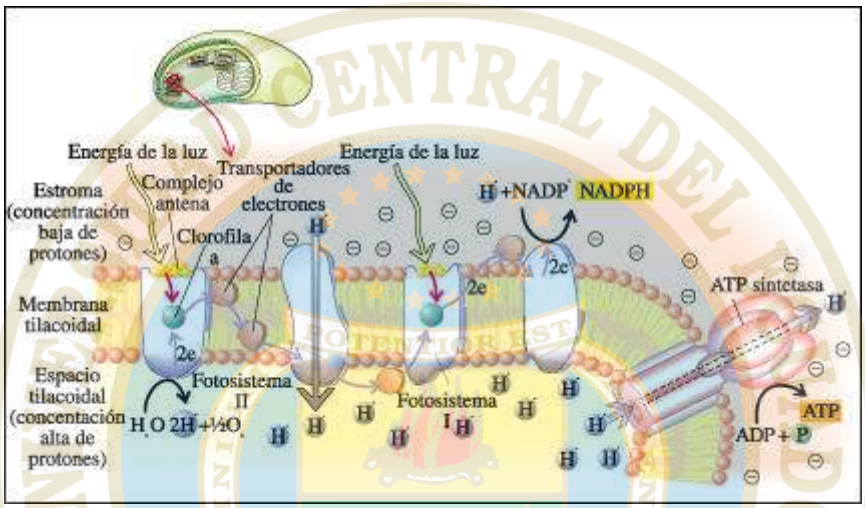
Reacciones que capturan energía

La energía lumínica incide sobre pigmentos antena del Fotosistema II, que contiene algunos cientos de moléculas de clorofila, a y b. Los electrones son lanzados cuesta arriba desde la molécula reactiva P680 de la clorofila a a un aceptor de electrones primario. Cuando se eliminan los electrones, ellos son reemplazados por electrones de las moléculas de agua, con la producción simultánea de O2 libre y protones (iones H+).
Luego, los electrones pasan cuesta abajo al Fotosistema I a lo largo de una cadena de transportadores de electrones; este pasaje genera un gradiente de protones que impulsa la síntesis de ATP a partir de ADP, proceso denominado fotofosforilación. La energía lumínica absorbida en los pigmentos antena del Fotosistema I y transferida a la clorofila P700 da como resultado que se lancen electrones hacia otro aceptor primario de electrones. Los electrones eliminados del P700 son reemplazados por electrones del Fotosistema II y son finalmente aceptados por el transportador de electrones NADP+. La energía proveniente de esta secuencia de reacciones está contenida en las moléculas de NADPH y en el ATP formado por fotofosforilación.
Entre éstas se distinguen los pigmentos, los transportadores de electrones, los Fotosistemas I y II y enzimas necesarias, incluyendo las ATP sintetasas. La disposición de estas moléculas en la membrana tilacoidal hace posible la síntesis quimiosmótica del ATP durante la fotofosforilación.
Los electrones pasan desde el aceptor de electrones primario, a lo largo de una cadena de transporte de electrones, a un nivel de energía inferior, el centro de reacción del Fotosistema I. A medida que pasan a lo largo de esta cadena de transporte de electrones, parte de su energía se empaqueta en forma de ATP. La energía lumínica absorbida por el Fotosistema I lanza los electrones a otro aceptor primario de electrones. Desde este aceptor son transferidos mediante otros transportadores de electrones al NADP+ para formar NADPH. Los electrones eliminados del Fotosistema I son reemplazados por los del Fotosistema II. El ATP y el NADPH representan la ganancia neta de las reacciones que capturan energía.
Para generar una molécula de NADPH, deben ser lanzados dos electrones desde el Fotosistema II y dos del Fotosistema I. Se escinden dos moléculas de agua para formar protones y gas oxígeno, poniendo en disponibilidad los dos electrones de reemplazo necesarios para el Fotosistema II. Se regenera una molécula de agua en la formación de ATP.



La energía lumínica atrapada en la molécula reactiva de la clorofila a del Fotosistema II lanza los electrones a un nivel de energía más alto. Estos electrones son reemplazados por electrones de las moléculas de agua, que liberan protones y gas oxígeno.

La fotofosforilación también ocurre como resultado del flujo cíclico de electrones, proceso en el que no participa el Fotosistema II. En el flujo cíclico de electrones, los electrones lanzados desde el P700 en el Fotosistema I no pasan al NADP+, sino que son desviados a la cadena de transporte de electrones que une al Fotosistema II con el Fotosistema I. A medida que fluyen a lo largo de esta cadena, nuevamente al P700, el ADP se fosforila a ATP.
En un proceso quimiosmótico, como la fotofosforilación que ocurre en los cloroplastos, a medida que los electrones fluyen en la cadena de transporte de electrones desde el Fotosistema II al Fotosistema I, los protones son bombeados desde el estroma al espacio tilacoide, creando un gradiente electroquímico. A medida que los protones fluyen a favor de este gradiente desde el espacio tilacoide nuevamente al estroma, pasando a través de los complejos de ATP sintetasa, se forma ATP. Al igual que la fosforilación oxidativa en las mitocondrias, la fotofosforilación en los cloroplastos es un proceso de acoplamiento quimiosmótico.



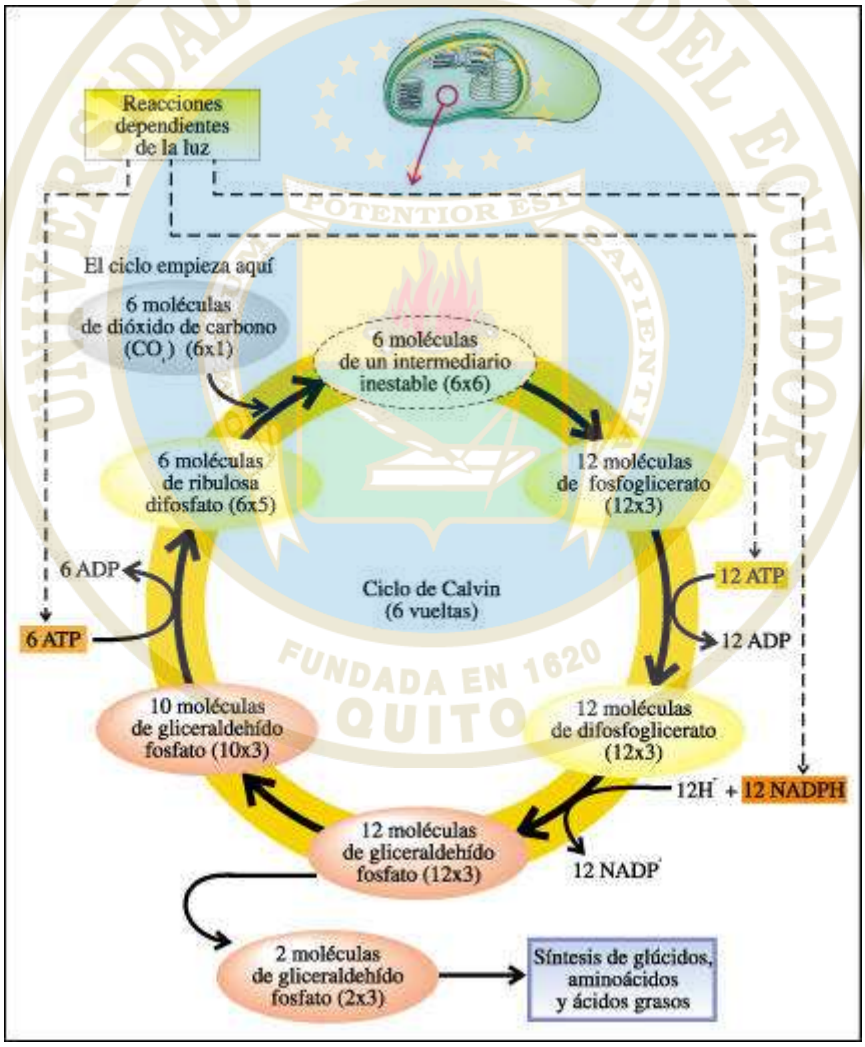
Dispuestas dentro de la membrana tilacoide se ncuentran las moléculas y complejos moleculares que participan de las reacciones directamente dependientes de la luz en la fotosíntesis.

En este proceso, los electrones de la molécula reactiva de clorofila a del Fotosistema II son impulsados a niveles energéticos superiores por la luz solar. A medida que descienden por una cadena de transportadores de electrones hacia la molécula reactiva de clorofila a del Fotosistema I, la energía que liberan es empleada para bombear protones (H+). Los protones se bombean desde el estroma al espacio tilacoidal. Esto crea un gradiente electroquímico. Cuando los protones se mueven a favor del gradiente a través del complejo de la ATP sintetasa, desde el espacio tilacoidal al estroma del cloroplasto, el ADP se fosforila a ATP.

Reacciones de fijación de carbono

En las reacciones de fijación del carbono que ocurren en el estroma, el NADPH y el ATP, producidos en las reacciones de captura de energía, se usan para reducir un compuesto de tres carbonos, el gliceraldehído fosfato. A esta vía en la que el carbono se fija por medio del gliceraldehído fosfato se la denomina vía de los tres carbonos o C3. En este caso, la fijación del carbono se lleva a cabo por medio del ciclo de Calvin, en el que la enzima RuBP carboxilasa combina una molécula de dióxido de carbono con el material de partida, un azúcar de cinco carbonos llamado ribulosa difosfato.
En cada "vuelta" completa del ciclo, ingresa en él una molécula de dióxido de carbono. Aquí se resumen seis ciclos, el número requerido para elaborar dos moléculas de gliceraldehído-fosfato, que equivalen a un azúcar de seis carbonos. Se

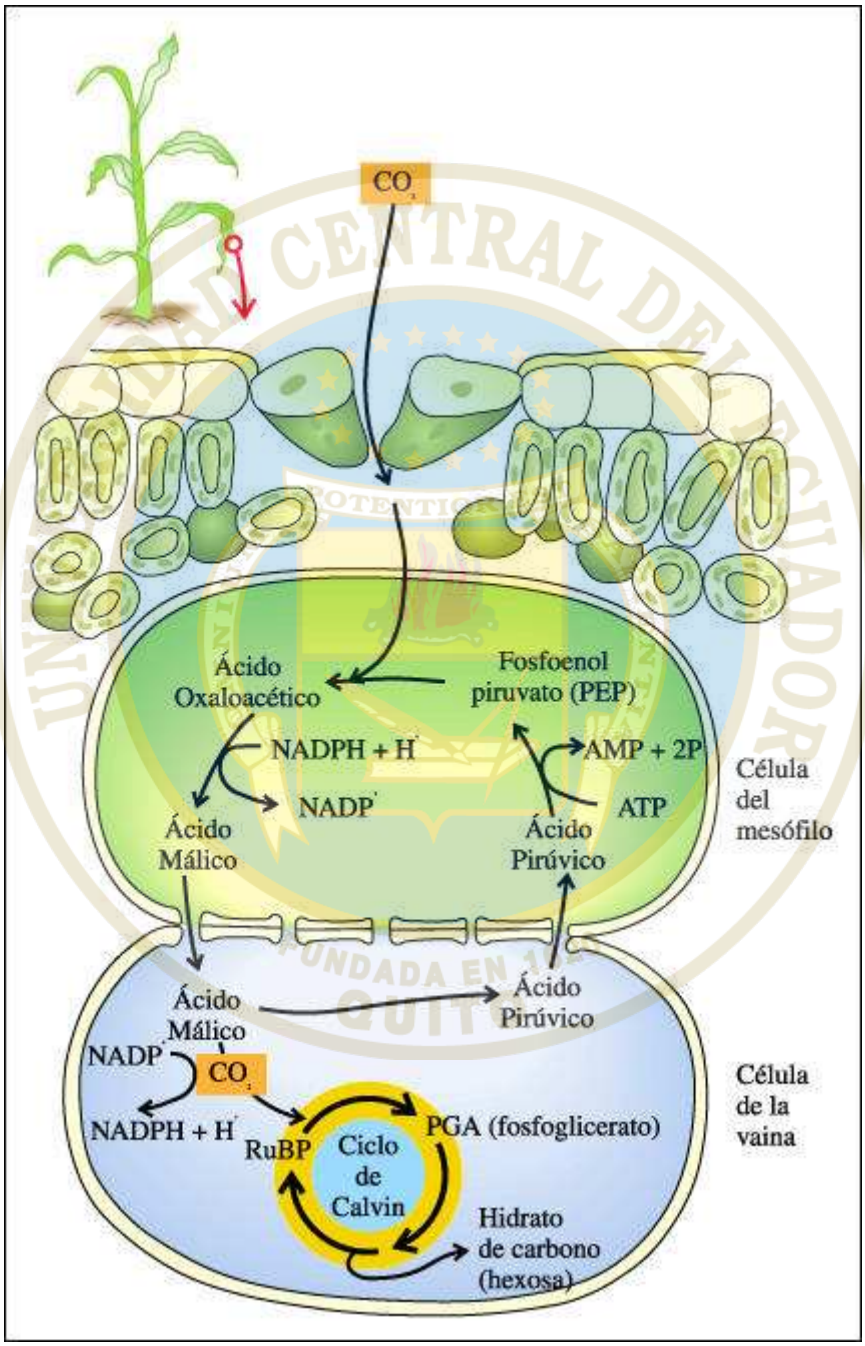
combinan seis moléculas de ribulosa bifosfato (RuBP), un compuesto de cinco carbonos, con seis moléculas de dióxido de carbono, produciendo seis moléculas de un intermediario inestable que pronto se escinde en doce moléculas de fosfoglicerato, un compuesto de tres carbonos. Estos últimos se reducen a doce moléculas de gliceraldehído fosfato. Diez de estas moléculas de tres carbonos se combinan y se regeneran para formar seis moléculas de cinco carbonos de RuBP. Las dos moléculas "extra" de gliceraldehído fosfato representan la ganancia neta del ciclo de Calvin. Estas moléculas son el punto de partida de numerosas reacciones que pueden implicar, por ejemplo, la síntesis de glúcidos, aminoácidos y ácidos grasos.
La energía que impulsa al ciclo de Calvin son el ATP y el NADPH producidos por las reacciones de captura de energía en la primera etapa de la fotosíntesis.
El gliceraldehído fosfato también puede ser utilizado como material de partida para otros compuestos orgánicos necesarios para la célula. Otras plantas que viven en ambientes secos y cálidos tienen mecanismos que les permiten fijar inicialmente el CO2 por una de dos vías, y así logran minimizar la pérdida de agua. Estas vías se conocen como la vía de cuatro carbonos, o C4 y el camino de las plantas CAM, y preceden al Ciclo de Calvin.



Resumen del ciclo de Calvin.

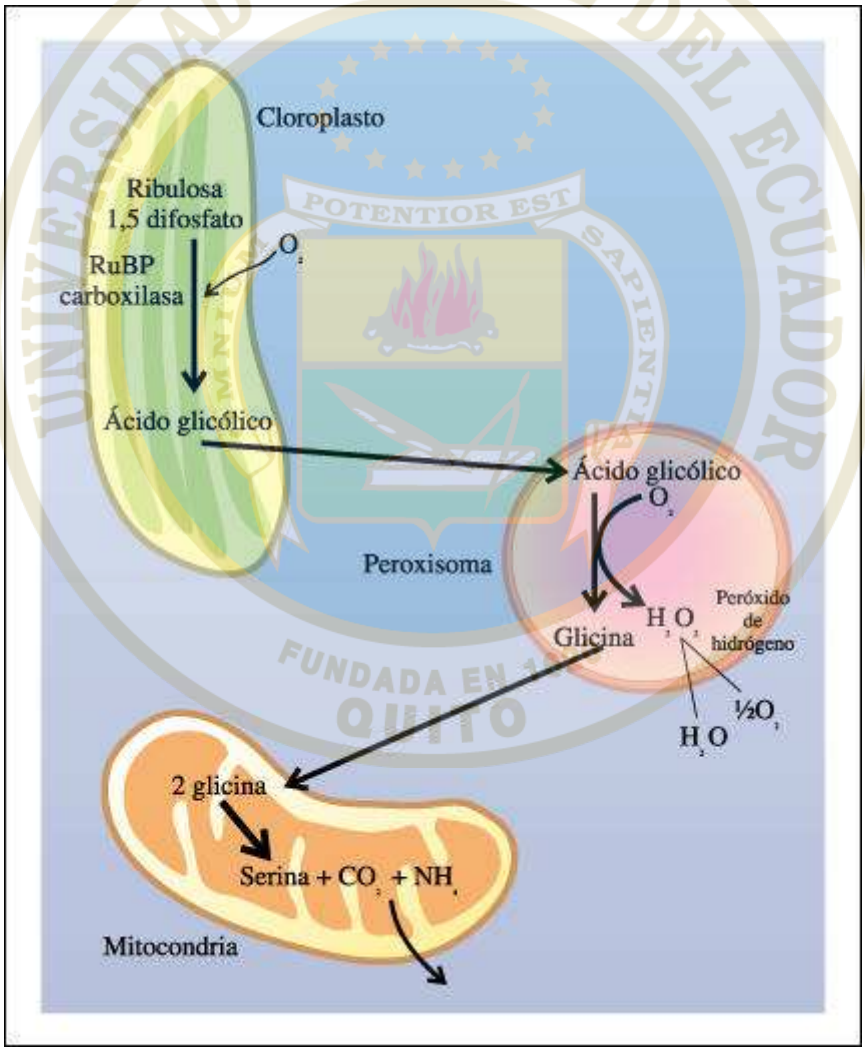
En las llamadas plantas C4, la enzima PEP carboxilasa une primero el dióxido de carbono al fosfoenol piruvato (PEP) para formar un compuesto de cuatro carbonos. El dióxido de carbono, así incorporado, atraviesa una serie de reacciones químicas y

pasa a niveles más profundos dentro de la hoja, donde finalmente ingresa en el ciclo de Calvin. Aunque las plantas C4 gastan más energía para fijar carbono, en ciertas condiciones su eficiencia fotosintética neta puede ser superior a la de las plantas C3 descriptas anteriormente debido a ciertas características clave que diferencian a las enzimas RuBP carboxilasa (presente tanto en las plantas C3 como en las C4) y PEP carboxilasa (presente en las C4). En las plantas CAM (palabra que alude al metabolismo ácido de las crasuláceas o fotosíntesis CAM), la asimilación del CO2 tiene lugar de noche, cuando a pesar de estar abiertos los estomas, la pérdida de agua debida a la transpiración es mínima.



Un ejemplo de un mecanismo que permiten fijar CO2 minimizando la pérdida de agua: Vía para la fijación del carbono en las plantas C4. El CO2 se fija primero en las células del mesófilo § como ácido oxaloacético. Luego es transportado a las células de la vaina, donde se libera dióxido de carbono. El CO2 así formado entra en el ciclo de Calvin. El ácido pirúvico regresa a la célula del mesófilo, donde es fosforilado a PEP.

En ausencia de abundante oxígeno, la RuBP carboxilasa -presente tanto en las plantas C3 como en las C4- fija dióxido de carbono eficientemente, integrándolo al ciclo de Calvin. Sin embargo, cuando la concentración de dióxido de carbono de la hoja es baja en relación con la concentración de oxígeno, esta misma enzima cataliza la reacción de la RuBP con el oxígeno antes que con el dióxido de carbono. Esta reacción lleva a la formación de ácido glicólico, el sustrato para un proceso conocido como fotorrespiración. El ácido glicólico sale de los cloroplastos y entra en los peroxisomas de las células fotosintéticas. Allí, se oxida y, a través de ciertas reacciones químicas, se forman peróxido de hidrógeno y el aminoácido glicina. Dos moléculas de glicina así producidas son transportadas a las mitocondrias. Allí se transforman en una molécula de serina (otro aminoácido), una de dióxido de carbono y una de amoníaco. Este proceso, pues, conduce no ya a la fijación sino a la pérdida de una molécula de dióxido de carbono. No obstante, a diferencia de la respiración mitocondrial propiamente dicha, la fotorrespiración no produce ATP ni NADH. En condiciones atmosféricas normales, hasta el 50% del carbono fijado durante la fotosíntesis puede ser reoxidado a CO2 durante la fotorrespiración. Así, la fotorrespiración reduce en gran medida la eficiencia fotosintética de algunas plantas.



La fotorrespiración es un proceso en el cual la ribulosa fosfato se combina con oxígeno dando como resultado final -después de varios pasos que implican a los cloroplastos, peroxisomas y mitocondrias- la liberación de dióxido de carbono. La fotorrespiración es muy limitada en las plantas C4 y, en condiciones de luz solar intensa, elevadas temperaturas o sequía, las plantas C4 son más eficientes que las C3.

Los productos de la fotosíntesis

El gliceraldehído fosfato, el azúcar de tres carbonos producido por el ciclo de Calvin, puede parecer acaso una recompensa insignificante frente a toda la actividad enzimática de la célula y por nuestro propio esfuerzo intelectual por entenderlo. Sin embargo, esta molécula y las que derivan de ella suministran la fuente energética para virtualmente todos los sistemas vivos y el esqueleto de carbono básico a partir del cual puede sintetizarse la gran diversidad de moléculas orgánicas. El carbono se ha fijado, o sea, fue transferido del mundo inorgánico al orgánico.
Las moléculas de gliceraldehído fosfato pueden fluir en una variedad de vías metabólicas distintas, dependiendo de las actividades y requerimientos de la célula. A menudo se integran en glucosa o fructosa, siguiendo una secuencia que es en muchos de sus pasos la inversa de la secuencia de la glucólisis descrita en el capítulo anterior. En algunos pasos, las reacciones simplemente se invierten, pero las enzimas son las mismas. Otros pasos, los muy exergónicos de la secuencia cuesta abajo, son eludidos. Las células vegetales usan estos azúcares de seis carbonos para elaborar almidón y celulosa para sus propios fines y sacarosa para exportar a otras partes del cuerpo de la planta. Las células animales la almacenan como glucógeno. Todas las células usan azúcares, incluyendo el gliceraldehído fosfato y la glucosa, como punto de partida para la elaboración de otros carbohidratos, grasas y otros lípidos y, con la adición de nitrógeno, para elaborar aminoácidos y bases nitrogenadas.
En los capítulos de esta sección hemos presentado la estrecha interconexión que existe entre los procesos de fotosíntesis y respiración. En tanto que la fotosíntesis constituye el punto de captura de energía de las plantas y -por extensión- de la casi totalidad de los seres vivos, la respiración constituye un sistema mediante el cual todos los seres vivos consumen la energía almacenada en los enlaces químicos. En las plantas, ambos procesos ocurren en forma simultánea. Luego, para que las plantas puedan crecer, la velocidad a la que se realiza la fotosíntesis debe exceder la velocidad de la respiración. A muy bajas concentraciones de dióxido de carbono o a muy bajas intensidades de luz, la cantidad de energía capturada por la fotosíntesis será igual o menor que la consumida a través de la respiración. Se define el punto de compensación para la luz como la intensidad lumínica a la cual se igualan las velocidades de fotosíntesis y de respiración. De manera similar, se define el punto de compensación para el dióxido de carbono como la concentración de dióxido de carbono a la cual se igualan las velocidades de ambos procesos. Por debajo del punto de compensación de la luz o del dióxido de carbono, la respiración excederá la fotosíntesis. Es importante considerar que las raíces u otros órganos subterráneos como los tubérculos de papa, así como las flores y los frutos no suelen realizar fotosíntesis. Por lo tanto, las plantas para mantenerse y más aun para poder crecer, necesitan que la tasa de fotosíntesis exceda largamente la tasa de respiración, no sólo de las hojas, sino también la de estos otros órganos.



Sección 3. Información genética

Casi todas las células atraviesan una secuencia regular y repetitiva de crecimiento y reproducción que constituye el ciclo celular . La reproducción de las células ocurre mediante un proceso conocido como división celular. En este proceso, el cual su material genético -el DNA- se reparte entre dos nuevas células hijas. En el capítulo 10 veremos en cierto detalle la división celular y también nos detendremos en el proceso de muerte celular programada, conocido como apoptosis.

La inmensa mayoría de los organismos eucariotas se reproducen sexualmente. La reproducción sexual requiere, en general, de dos progenitores y siempre involucra la fecundación y la meiosis. Examinaremos este proceso en el capítulo 11.
Desde los inicios de la humanidad, debe haberse notado que, tanto el macho como la hembra, eran necesarios para producir hijos y que ambos transmitían a sus hijos características tales como el color del pelo, el tamaño de la nariz o del mentón. El estudio científico de la herencia no tuvo lugar hasta la segunda mitad del siglo XIX, que marca el comienzo de la genética. En el capítulo 12 nos introduciremos en este tema a través de los principios de Mendel.

En la actualidad, los temas investigados por la genética moderna se encuentran entre los problemas fundamentales de la biología contemporánea. Como se podrá analizar en el capítulo 13, El redescubrimiento del trabajo de Mendel en 1900 fue el catalizador de muchos nuevos descubrimientos que condujeron a la identificación de los cromosomas como los portadores de la herencia. Estudios posteriores al redescubrimiento de los trabajos de Mendel condujeron a la modificación y extensión de algunas de sus conclusiones.

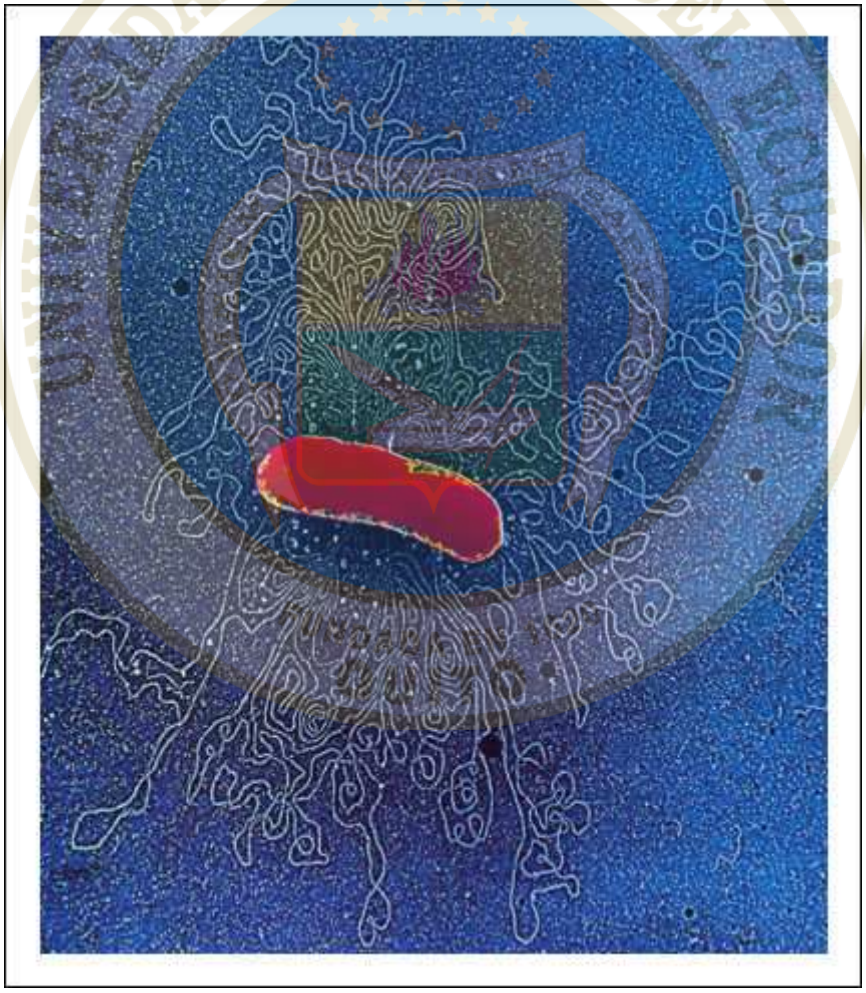
A comienzos de la década de 1940, ya no quedaban dudas sobre la existencia de los genes ni sobre el hecho de que estuviesen en los cromosomas. El momento crucial para la genética ocurrió cuando los científicos se concentraron en la pregunta acerca de cómo era posible que los cromosomas fuesen los portadores de lo que, según habían llegado a comprender, era una enorme cantidad de información, extremadamente compleja. Ligados a estas inquietudes, surgieron otros interrogantes: ¿Cómo están codificadas las instrucciones en la molécula de DNA y cómo se traducen y ejecutan las acciones correspondientes? Nos centraremos en esta temática en el capítulo 14.

Los biólogos pueden ahora manipular los genes en formas que nunca habían imaginado antes, modificando y recombinando porciones de moléculas de DNA procedentes de fuentes diferentes e insertando estas moléculas modificadas en otras células donde se expresan, es decir, donde se traducen a proteínas . La nueva tecnología que permite la manipulación genética, conocida como la tecnología del DNA recombinante, ha generado un alud de estudios y resultados insospechados. Discutiremos parte de esos estudios en eítulo 16.

Para comprender la tecnológia del DNA recombinante y sus avances debemos examinar más de cerca las formas en que las bacterias y los virus modifican, recombinan e intercambian el material genético. Estos organismos realizan estos procesos de modo completamente independiente, sin intervención humana de ninguna clase y de la mima manera regulan la expresión de sus genes. Analizaremos estos mecanismos en el capítulo 15.
A medida que progresaron los estudios de genética molecular de los eucariotas, con la ayuda creciente de las herramientas de la tecnología del DNA recombinante, la distancia entre los eucariotas y los procariotas fue ampliando, en vez de disminuir. El temprano descubrimiento realizado en la historia de la genética molecular

respecto de que el código genético es aparentemente universal fue una evidencia asombrosa de que todos los seres vivos tienen un origen común. En un principio, los biólogos moleculares se vieron tentados por la idea de que el cromosoma eucariótico resultaría ser simplemente una versión en gran escala del cromosoma de las bacterias, pero éste no fue el caso, como veremos en el capítulo 17..
Uno de los procesos más llamativos e intrigantes de la naturaleza es cómo un huevo fertilizado se transforma en un organismo pluricelular, compuesto de miles a millones de células, altamente especializadas y ordenadas en estructuras anatómicas funcionales. En el capítulo 18 analizaremos estas cuestiones, de las que se ocupa la genética del desarrollo.

Finalmente, en el capítulo 19 veremos que, con algunas importantes diferencias, los principios de la genética son los mismos para los seres humanos que para los miembros de cualquier otra especie eucariota diploide. En la actualidad, los avances en genética molecular, facilitados por la tecnología del DNA recombinante, han alcanzado un punto que permite la aplicación práctica a la genética humana; han revolucionado la comprensión de muchos defectos genéticos, suministrando simultáneamente medios renovados para el diagnóstico y nuevas esperanzas para la cura y la prevención.



Escherichia coli es uno de los organismos microscópicos más comunes. Su lugar de residencia preferido es nuestro intestino. Como procariota, es mucho más pequeña que las células eucariotas del epitelio intestinal con las cuales convive. De hecho, es sólo del tamaño de una mitocondria propia de esas células. Sin embargo, en un momento dado, una célula de E. coli contiene unas 5000 moléculas diferentes. Una de éstas, es una molécula única, muy larga de DNA, el cromosoma bacteriano. En esta fotomicrografía electrónica se ve una célula de E. coli a la que se hizo explotar y expulsar su DNA que se puede ver a su alrededor.



Capítulo 10. Ciclo celular. División y Muerte de las células

En general, en los cromosomas, el material genético se encuentra organizado en secuencias de nucleótidos llamadas genes. Los genes portan información esencial para el funcionamiento de la célula y, por lo tanto, deben distribuirse en forma equitativa entre las células hijas. Las células se reproducen mediante un proceso conocido como división celular en el cual su material genético -el DNA- se reparte entre dos nuevas células hijas. En los organismos unicelulares, por este mecanismo aumenta el número de individuos en la población. En las plantas y animales multicelulares, la división celular es el procedimiento por el cual el organismo crece, partiendo de una sola célula, y los tejidos dañados son reemplazados y reparados. Una célula individual crece asimilando sustancias de su ambiente y transformándolas en nuevas moléculas estructurales y funcionales. Cuando una célula alcanza cierto tamaño crítico y cierto estado metabólico, se divide. Las dos células hijas comienzan entonces a crecer.

Las células eucarióticas pasan a través de una secuencia regular de crecimiento y división llamada ciclo celular. El ciclo celular se divide en tres fases principales: interfase, mitosis, y citocinesis. Para completarse, puede requerir desde pocas horas hasta varios días, dependiendo del tipo de célula y de factores externos como la temperatura o los nutrimentos disponibles.

Cuando la célula está en los estadios interfásicos del ciclo, los cromosomas son visibles dentro del núcleo sólo como delgadas hebras de material filamentoso llamado cromatina.
Por medio de el proceso de mitosis, los cromosomas se distribuyen de manera que cada nueva célula obtiene un cromosoma de cada tipo. Cuando comienza la mitosis, los cromosomas condensados, que ya se duplicaron durante la interfase, se hacen visibles bajo el microscopio óptico. La citocinesis es la división del citoplasma. Habitualmente, pero no siempre, la citocinesis acompaña a la mitosis o división del núcleo.

En el desarrollo y mantenimiento de la estructura de los organismos pluricelulares, no sólo se requiere de la división celular, que aumenta el número de células somáticas, sino también del proceso de apoptosis. La apoptosis es un proceso de muerte celular programada. En los vertebrados, por apoptosis se regula el número de neuronas durante el desarrollo del sistema nervioso, se eliminan linfocitos que no realizan correctamente su función y se moldean las formas de un órgano en desarrollo, eliminando células específicas.
Ciertas veces, una célula escapa a los controles normales de división y muerte celular. Cuando una célula comienza a proliferar de modo descontrolado se inicia el cáncer. Este crecimiento desmedido puede dar lugar a la formación de una masa de células denominada tumor.

La división celular

Por medio de la división celular el DNA de una célula se reparte entre dos nuevas células hijas. La distribución de duplicados exactos de la información hereditaria es relativamente simple en las células procarióticas en las que, la mayor parte del material genético está en forma de una sola molécula larga y circular de DNA, a la que se asocian ciertas proteínas específicas. Esta molécula constituye el cromosoma de la célula y se duplica antes de la división celular. Cada uno de los dos cromosomas hijos se ancla a la membrana celular en polos opuestos de la célula. Cuando la célula se alarga, los cromosomas se separan. Cuando la célula alcanza aproximadamente el doble de su tamaño original y los cromosomas están separados, la membrana celular se invagina y se forma una nueva pared, que separa a las dos células nuevas y a sus duplicados cromosómicos.

En las células eucarióticas, el problema de dividir exactamente el material genético es mucho más complejo que en las procarióticas. Una célula eucariótica típica contiene aproximadamente mil veces más DNA que una célula procariótica; este DNA es lineal y forma un cierto número de cromosomas diferentes.

Cuando estas células se dividen, cada célula hija tiene que recibir una copia completa, y sólo una, de cada uno de los 46 cromosomas. Además, las células eucarióticas contienen una variedad de organelas que también deben ser repartidas entre las células hijas.
Las soluciones a estos problemas son ingeniosas y complejas. En una serie de pasos, llamados colectivamente mitosis, un conjunto completo de cromosomas es asignado a cada uno de los dos núcleos hijos. Durante la mitosis, se forma el huso, una estructura constituida por microtúbulos, a la cual se une, en forma independiente, cada uno de los cromosomas presentes en la célula. Esta estructura permite que los cromosomas se separen unos de otros en forma organizada. La mitosis habitualmente es seguida de un proceso de citocinesis que divide a la célula en dos células nuevas. Cada una contiene, no sólo un núcleo con un complemento de cromosomas completo, sino también, aproximadamente, la mitad del citoplasma, incluyendo las organelas y muchas macromoléculas de la célula materna.
La mitosis y la citocinesis son los acontecimientos culminantes de la división celular en los eucariotas. Sin embargo, representan solamente dos etapas de un proceso mayor, el ciclo celular.

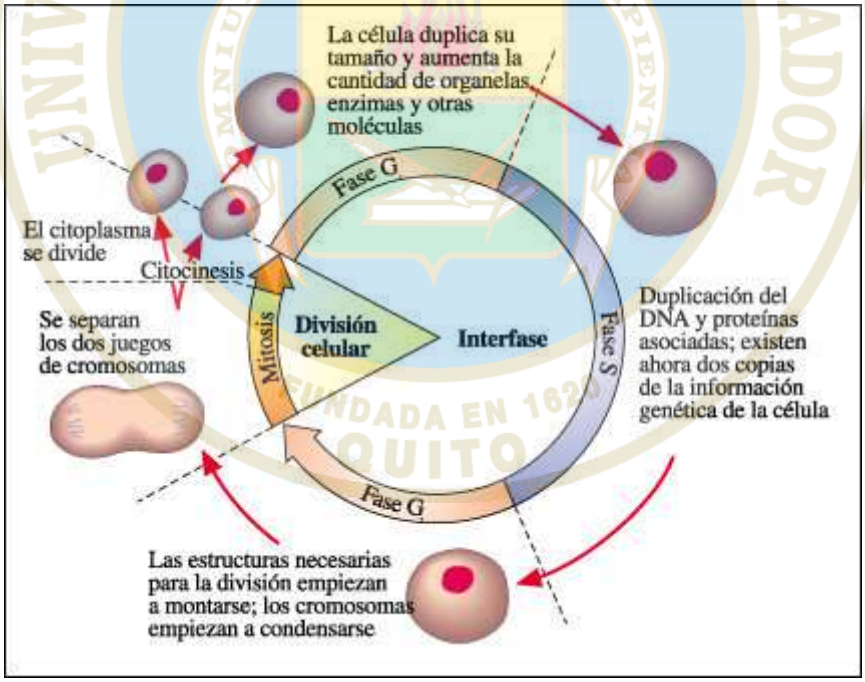
Ciclo celular

El ciclo celular consiste en tres fases: interfase, mitosis, y citocinesis. Antes de que una célula eucariótica pueda comenzar la mitosis y dividirse efectivamente, debe duplicar su DNA, sintetizar histonas y otras proteínas asociadas con el DNA de los cromosomas, producir una reserva adecuada de organelas para las dos células hijas y ensamblar las estructuras necesarias para que se lleven a cabo la mitosis y la citocinesis. Estos procesos preparatorios ocurren durante la interfase, en la cual, a su vez, se distinguen tres etapas: las fases Gl, S y G2.

En la fase Gl, las moléculas y estructuras citoplasmáticas aumentan en número; en la fase S, los cromosomas se duplican; y en la fase G2, comienza la condensación de los cromosomas y el ensamblado de las estructuras especiales requeridas para la mitosis y la citocinesis. Durante la mitosis, los cromosomas duplicados son distribuidos entre los dos núcleos hijos, y en la citocinesis, el citoplasma se divide, separando a la célula materna en dos células hijas.

El ciclo celular está finamente regulado. Esta regulación ocurre en distintos momentos y puede involucrar la interacción de diversos factores, entre ellos, la falta de nutrimentos y los cambios en temperatura o en pH, pueden hacer que las células detengan su crecimiento y su división. En los organismos multicelulares, además, el contacto con células contiguas puede tener el mismo efecto.
En cierto momento del ciclo celular, la célula "decide" si va a dividirse o no. Cuando las células normales cesan su crecimiento por diversos factores, se detienen en un punto tardío de la fase G1, -el punto R ("restricción"), primer punto de control del ciclo celular-. En algunos casos, antes de alcanzar el punto R, las células pasan de la fase G1 a un estado especial de reposo, llamado G0, en el cual pueden permanecer durante días, semanas o años. Una vez que las células sobrepasan el punto R, siguen necesariamente a través del resto de las fases del ciclo, y luego se dividen.

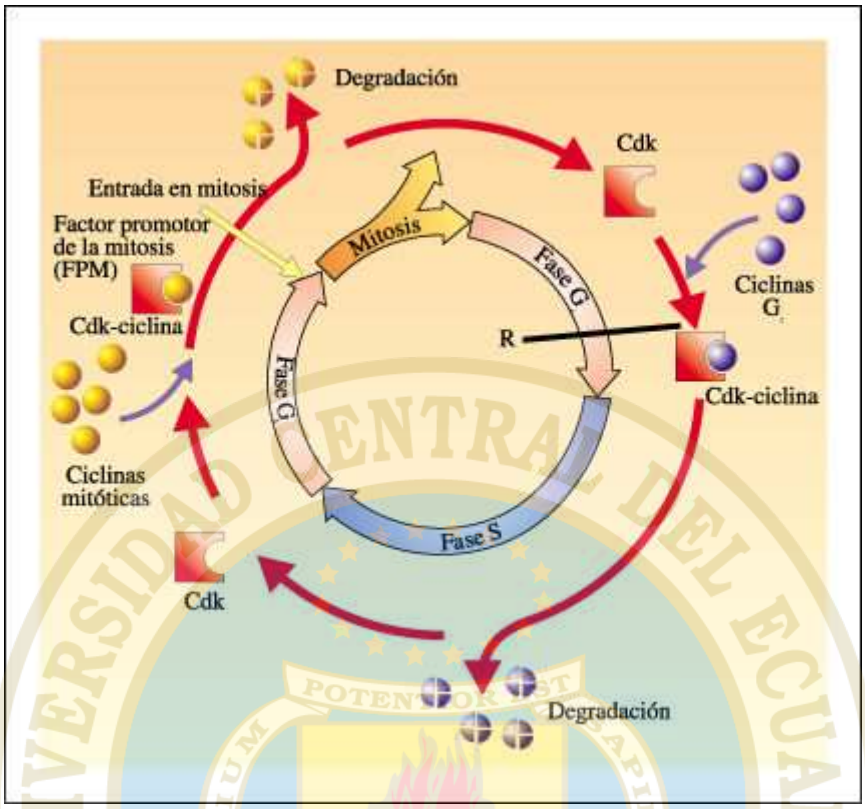
La fase Gl se completa rápidamente y, en la fase S, comienza la síntesis de DNA y de histonas. Existe otro mecanismo de control durante el proceso mismo de duplicación del material genético, en la fase S, que asegura que la duplicación ocurra sólo una vez por ciclo. Luego, la célula entra en la fase G2 del ciclo. En G2, existe un segundo punto de control en el cual la célula "evalúa" si está preparada para entrar en mitosis. Este control actúa como un mecanismo de seguridad que garantiza que solamente entren en mitosis aquellas células que hayan completado la duplicación de su material genético. El pasaje de la célula a través del punto R depende de la integración del conjunto de señales externas e internas que recibe. El sistema de control del ciclo celular está basado en dos proteínas clave, las ciclinas y las proteínas quinasas dependientes de ciclinas (Cdk), que responden a esta integración de señales.



El ciclo celular. La división celular, constituida por la mitosis (división del núcleo) y la citocinesis (división del citoplasma), ocurre después de completarse las tres fases preparatorias que constituyen la interfase.

Durante la fase S (de síntesis) se duplica el material cromosómico. Entre la división celular y la fase S hay dos fases G (del inglés gap, intervalo). La primera de ellas (G1) es un período de crecimiento general y duplicación de las organelas citoplasmáticas. Durante la segunda (G2), comienzan a ensamblarse las estructuras directamente asociadas con la mitosis y la citocinesis. Después de la fase G2 ocurre

la mitosis, que usualmente es seguida de inmediato por la citocinesis. En las células de diferentes especies o de diferentes tejidos dentro del mismo organismo, las diferentes fases ocupan distintas proporciones del ciclo celular completo.



Las proteínas quinasas (Cdk) se asocian con distintas ciclinas en las diferentes etapas del ciclo celular, formando el complejo Cdk-ciclina. La activación de este complejo dispara procesos que conducen a la célula a través de las distintas fases del ciclo. La degradación de las ciclinas inactiva el complejo.

El número de veces que una célula se ha dividido anteriormente también influye en la división celular. Cuanto mayor edad tiene el organismo de donde se toman las células, menor será el número de veces que las células se dividan en cultivo. A este fenómeno se lo denomina senescencia o envejecimiento celular. Esta restricción en el número de divisiones se correlaciona con el acortamiento progresivo de los extremos de los cromosoas -los telómeros- a lo largo de los sucesivos ciclos celulares. Esto no ocurre en ciertos tipos celulares, como en las células germinales o en algunas células de la sangre. En estas células, se encuentra activa una enzima llamada telomerasa, que agrega continuamente DNA a los extremos de los cromosomas, evitando su acortamiento. Esta enzima también se encuentra activa en células cancerosas.

Mitosis

La mitosis cumple la función de distribuir los cromosomas duplicados de modo tal que cada nueva célula obtenga una dotación completa de cromosomas. La capacidad de la célula para llevar a cabo esta distribución depende del estado condensado de los cromosomas durante la mitosis y del ensamble de microtúbulos denominado huso.

En los estadios tempranos de la mitosis, cada uno de los cromosomas consiste en dos copias idénticas, llamadas cromátides, que se mantienen juntas por sus centrómeros. Simultáneamente se organiza el huso, cuya formación se inicia a

partir de los centrosomas.
Tanto en las células animales como en las vegetales, el entramado del huso está formado por fibras que se extienden desde los polos al ecuador de la célula. Otras fibras están unidas a las cromátides al nivel de los cinetocoros, estructuras proteicas asociadas con los centrómeros. La profase finaliza con la desintegración de la envoltura nuclear y la desaparición de los nucléolos.

Durante la metafase, los pares de cromátides, dirigidos por las fibras del huso, se mueven hacia el centro de la célula. Al final de la metafase se disponen en el plano ecuatorial. Durante la anafase se separan las cromátides hermanas, y cada cromátide -ahora un cromosoma independiente- se mueve a un polo opuesto. Durante la telofase se forma una envoltura nuclear alrededor de cada grupo de cromosomas. El huso comienza a desintegrarse, los cromosomas se desenrollan y una vez más se extienden y aparecen difusos.

a) Interfase. La cromatina ya está duplicada pero todavía no se ha condensado. Dos pares de centríolos se encuentran justo al lado de la envoltura nuclear.

b) Profase. Los centríolos empiezan a moverse en dirección a los polos opuestos de la célula, los cromosomas condensados son ya visibles, la envoltura nuclear se rompe y comienza la formación del huso mitótico.

c) Metafase temprana. Las fibras polares y cinetocóricas del huso tiran de cada par de cromátides hacia un lado y otro.

d) Metafase tardía. Los pares de cromátides se alinean en el ecuador de la célula.

e) Anafase. Las cromátides se separan. Las dos dotaciones de cromosomas recién formados son empujadas hacia polos opuestos de la célula.

f) Telofase. La envoltura nuclear se forma alrededor de cada dotación cromosómica y los cromosomas se descondensan y adquieren, nuevamente, un aspecto difuso. Los nucléolos reaparecen. El huso mitótico se desorganiza y la membrana plasmática se invagina en un proceso que hace separar las dos células hijas.

Citocinesis

La citocinesis es la división del citoplasma y difiere significativamente en las células vegetales y en las animales. En las células animales, durante la telofase § temprana la membrana comienza a constreñirse alrededor de la circunferencia de la célula, en el plano ecuatorial del huso. La constricción se produce por la contracción de un anillo compuesto principalmente por filamentos de actina y miosina -el anillo contráctil- que se encuentra unido a la cara citoplasmática de la membrana celular. El anillo contráctil actúa en la membrana de la célula materna, a la altura de su línea media, estrangulándola hasta que se separan las dos células hijas.

En las células vegetales, una serie de vesículas divide al citoplasma en la línea media. Estas vesículas, son producidas por los complejos de Golgi y contienen polisacáridos. Las vesículas migran hacia el plano ecuatorial, transportadas por los microtúbulos remanentes del huso mitótico; finalmente se fusionan y forman una estructura plana limitada por membrana, la placa celular . A medida que se agregan más vesículas, los bordes de la placa en crecimiento se fusionan con la membrana de la célula y se forma una capa de polisacáridos entre las dos células hijas, completándose su separación. Esta capa se impregna con pectinas y forma finalmente la laminilla media. Cada nueva célula construye, así, su propia pared

celular, depositando celulosa y otros polisacáridos sobre la superficie externa de su membrana celular.

Cuando se completa la división celular, se han producido dos células hijas, más pequeñas que la célula materna, pero indistinguibles de ésta en cualquier otro aspecto.

El plano de la división celular se establece en la fase G2 tardía del ciclo celular, cuando los microtúbulos del citoesqueleto se reorganizan en una estructura circular, conocida como banda de preprofase, justo por dentro de la pared celular. Aunque esta banda desaparece al comenzar la profase, determina la ubicación futura del ecuador y de la placa celular. Los microtúbulos de la banda se reensamblan luego en el huso, en una zona clara que se origina alrededor del núcleo en el curso de la profase. En la citocinesis, que comienza durante la telofase, la placa celular se extiende gradualmente hacia afuera hasta que alcanza la región exacta de la pared celular ocupada previamente por la banda de preprofase. Las vesículas que originan la placa celular son aparentemente guiadas a su posición por las fibras del huso que quedan entre los núcleos hijos.

Apoptosis

En la formación de un individuo, la muerte celular o apoptosis es tan importante como la división celular. La mayoría de las células fabrican las proteínas § que forman parte de una maquinaria para su propia destrucción. Esta maquinaria letal está compuesta por enzimas capaces de degradar proteínas (proteasas) cuya activación produce, directa o indirectamente, cambios celulares característicos. Las células que entran en apoptosis se encogen y se separan de sus vecinas; luego las membranas celulares se ondulan y se forman burbujas en su superficie; la cromatina se condensa y los cromosomas se fragmentan; finalmente, las células se dividen en numerosas vesículas, los cuerpos apoptósicos, que serán engullidas por células vecinas.

Las enzimas involucradas en el proceso de apoptosis permanecen normalmente inactivas en las células, respondiendo a mecanismos de control estrictos. Los mecanismos de control son los responsables de activar la maquinaria letal en momentos particulares de la vida de la célula, respondiendo a señales externas o internas. Cualquier alteración en estos mecanismos de control puede tener consecuencias nefastas para el organismo, creando estados patológicos producidos tanto por la pérdida de células normales como por la sobrevida de células que deberían entrar en apoptosis.

Cuando una célula muere por daño o envenenamiento, proceso denominado necrosis, normalmente se hincha y explota, derramando su contenido en el entorno. Como consecuencia, se produce una inflamación que recluta leucocitos, y que puede lesionar el tejido normal que la circunda. La apoptosis, a diferencia de la necrosis, es un tipo de muerte activa, que requiere gasto de energía por parte de la célula y es un proceso ordenado en el que no se desarrolla un proceso inflamatorio.

El control de la proliferación celular y el cáncer

La capacidad de proliferar en forma descontrolada está relacionada con la acumulación de ciertos cambios en la célula. El cáncer es el resultado de una serie de modificaciones accidentales en el material genético que trae como consecuencia la alteración del comportamiento normal de la célula. Existen genes que contribuyen a originar un cáncer los cuales, en sus "versiones normales", están

relacionados con el control del crecimiento y la sobrevida de la célula. Entre ellos, los protooncogenes estimulan la proliferación celular y los genes supresores de tumores, la inhiben. La versión alterada de un protooncogen se denomina oncogen (del griego onkos, "tumor") y puede ser responsable, por ejemplo, del aumento desmedido de una proteína estimuladora del crecimiento. Por otra parte, la versión alterada de un gen supresor puede resultar en la pérdida de una proteína inhibidora del crecimiento o de una proteína activadora de la muerte programada. En ambos casos, la presencia de estos genes alterados conduce a la proliferación descontrolada de las células que se encuentra en el origen de todo cáncer.

Mientras las células tumorales quedan restringidas a una masa única, se dice que el tumor es benigno. Un tumor benigno puede proseguir su crecimiento sin invadir el tejido circundante; puede también detener su crecimiento o reducirse. En muchas ocasiones, es posible removerlo quirúrgicamente y lograr así una cura completa. Una característica clave de las células cancerosas es que, a diferencia de las células normales, tienen la capacidad de emigrar, invadir nuevos tejidos y establecer nuevas colonias. Este proceso se denomina metástasis. Un tumor que adquiere esta capacidad pasa a ser maligno y causa frecuentemente la muerte.



Capítulo 11. Meiosis y reproducción sexual

La reproducción sexual requiere, en general, de dos progenitores y siempre involucra dos hechos: la fecundación y la meiosis. La fecundación es el medio por el cual las dotaciones genéticas de ambos progenitores se reúnen y forman una nueva identidad genética, la de la progenie. La meiosis es un tipo especial de división nuclear en el que se redistribuyen los cromosomas y se producen células que tienen un número haploide de cromosomas (n). La fecundación restablece el número diploide (2n). En organismos con reproducción sexual, la haploidía y la diploidía se suceden a lo largo de los ciclos de vida.

Cada una de las células haploides producidas por meiosis contiene un complejo único de cromosomas, debido al entrecruzamiento y a la segregación al azar de los cromosomas. De esta manera, la meiosis es una fuente de variabilidad en la descendencia.
Los acontecimientos que tienen lugar durante la meiosis se asemejan a los de la mitosis, proceso de reproducción en el cual el material genético -el DNA- se reparte en partes iguales entre dos nuevas células hijas. Existen importantes diferencias entre los procesos de mitosis y meiosis. Durante la meiosis, cada núcleo diploide se divide dos veces, produciendo un total de cuatro núcleos. Sin embargo, los cromosomas se duplican sólo una vez, antes de la primera división nuclear. Por lo tanto, cada uno de los cuatro núcleos producidos contiene la mitad del número de cromosomas presentes en el núcleo original. A diferencia de lo que ocurre en la meiosis, en la mitosis, luego de la duplicación de los cromosomas, cada núcleo de

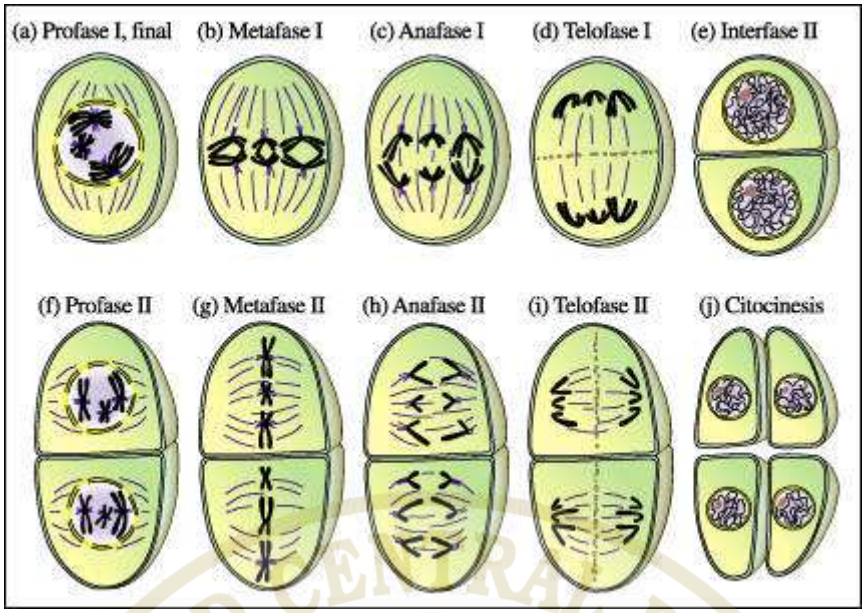
divide sólo una vez. En consecuencia, el número de cromosomas se mantiene invariable.

Debido al fenómeno del entrecruzamiento y al de segregación al azar de los cromosomas, durante la meiosis se recombina el material genético de los progenitores, lo que no ocurre en la mitosis.
La mitosis puede ocurrir en células haploides o diploides, mientras que la meiosis ocurre solamente en células con un número diploide (o poliploide) de cromosomas.

La meiosis ocurre en diferentes momentos del ciclo vital, según en que especie se produzca. Aunque la meiosis en los animales produce gametos, en las plantas produce esporas. Una espora es una célula reproductora haploide que, a diferencia de un gameto, puede producir un organismo haploide sin haberse fusionado previamente con otra célula. Sin embargo, con la formación de gametos y esporas por meiosis, se obtiene el mismo resultado: en algún momento del ciclo vital de un organismo que se reproduce sexualmente, se reduce la dotación diploide de cromosomas a la dotación haploide.

Las fases de la meiosis

La meiosis, un tipo especial de división nuclear. Consiste en dos divisiones nucleares sucesivas, designadas convencionalmente meiosis I y meiosis II. Durante este proceso de división se redistribuyen los cromosomas y se producen células que tienen un número haploide de cromosomas (n).
Durante la interfase que precede a la meiosis, los cromosomas se duplican. En la profase I de la meiosis, los cromosomas homólogos se aparean.
Un homólogo de cada par proviene de un progenitor, y el otro homólogo, del otro progenitor. Cada homólogo consta de dos cromátides hermanas idénticas, que se mantienen unidas por el centrómero. Mientras los homólogos están apareados, ocurre entre ellos el entrecruzamiento, dando como resultado el intercambio de material cromosómico.
Al finalizar la meiosis I, los cromosomas homólogos se separan. Se producen dos núcleos, cada uno con un número haploide de cromosomas. Cada cromosoma, a su vez, está formado por dos cromátides. Los núcleos pueden pasar por un período de interfase, pero el material cromosómico no se duplica.
En la segunda etapa de la meiosis, la meiosis II, las cromátides hermanas de cada cromosoma se separan, como si fuese una mitosis. Cuando los dos núcleos se dividen, se forman cuatro células haploides.
Durante la profase I de la meiosis, los cromosomas homólogos se disponen de a pares -se aparean-. Cada par homólogo está formado por cuatro cromátides por lo que también se conoce como tétrada (del griego, tetra que significa "cuatro"). Entre las cromátides de los dos cromosomas homólogos se produce el entrecruzamiento, es decir, el intercambio de segmentos cromosómicos. Los cromosomas homólogos permanecen asociados en los puntos de entrecruzamiento -o quiasmas- hasta el final de la profase I. c) Luego, los cromosomas comienzan a separarse. Como se puede ver, las cromátides hermanas de cada homólogo ya no son completamente idénticas; el entrecruzamiento da como resultado una recombinación del material genético de los dos homólogos.



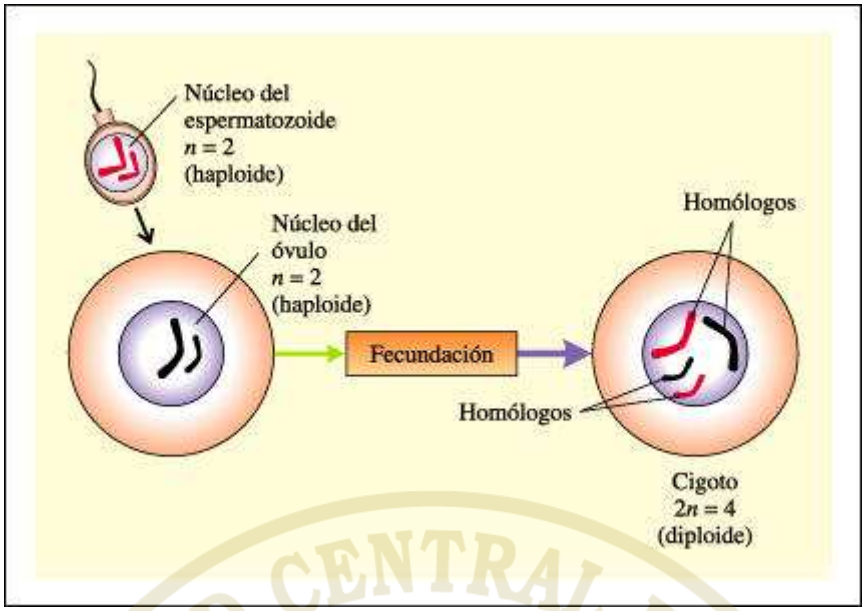
Representación de las fases de la meiosis en una célula vegetal cuyo número diploide es 2n = 6 (n = 3).

Haploidía y diploidía

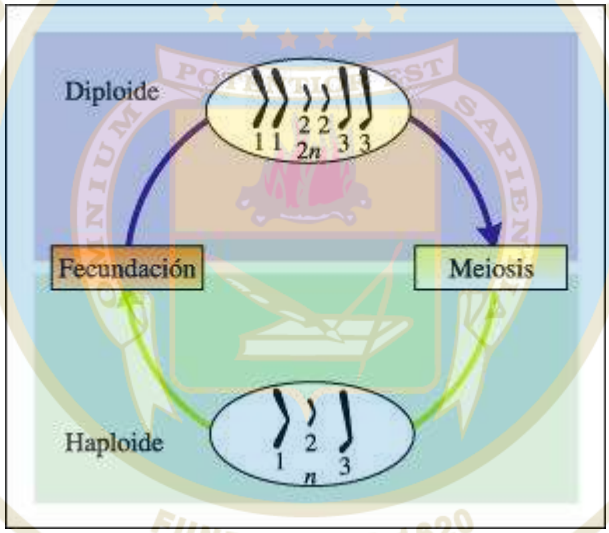
Cada organismo tiene un número de cromosomas característico de su especie. Sin embargo, en estos los organismos y en la mayoría de las otras plantas y animales conocidos, las células sexuales, o gametos, tienen exactamente la mitad del número de cromosomas que las células somáticas del organismo. El número de cromosomas de los gametos se conoce como número haploide, y en las células somáticas, como número diploide. Las células que tienen más de dos dotaciones cromosómicas se denominan poliploides.

Utilizando una notación abreviada, el número haploide se designa como n y el número diploide como 2n. Cuando un espermatozoide fecunda a un óvulo, los dos núcleos haploides se fusionan, n + n=2n, y el número diploide se restablece. La célula diploide producida por la fusión de dos gametos se conoce como cigoto.

En toda célula diploide, cada cromosoma tiene su pareja. Estos pares de cromosomas se conocen como pares homólogos. Los dos se asemejan en tamaño y forma y también en el tipo de información hereditaria que contienen. Uno de los cromosomas homólogos proviene del gameto de uno de los progenitores y su pareja, del gameto del otro progenitor. Después de la fecundación, ambos homólogos se encuentran presentes en el cigoto.
En la meiosis, la dotación cromosómica diploide, que contiene los dos homólogos de cada par, se reduce a una dotación haploide, que contiene solamente un homólogo de cada par. Así, la meiosis compensa los efectos de la fecundación.



La reproducción sexual se caracteriza por dos hechos: la fecundación y la meiosis. Una vez finalizada la meiosis, las células resultantes tienen una sola dotación cromosómica, el número haploide de cromosomas (n). Después de la fecundación, el cigoto tiene una dotación cromosómica doble, o sea, el número diploide (2n).

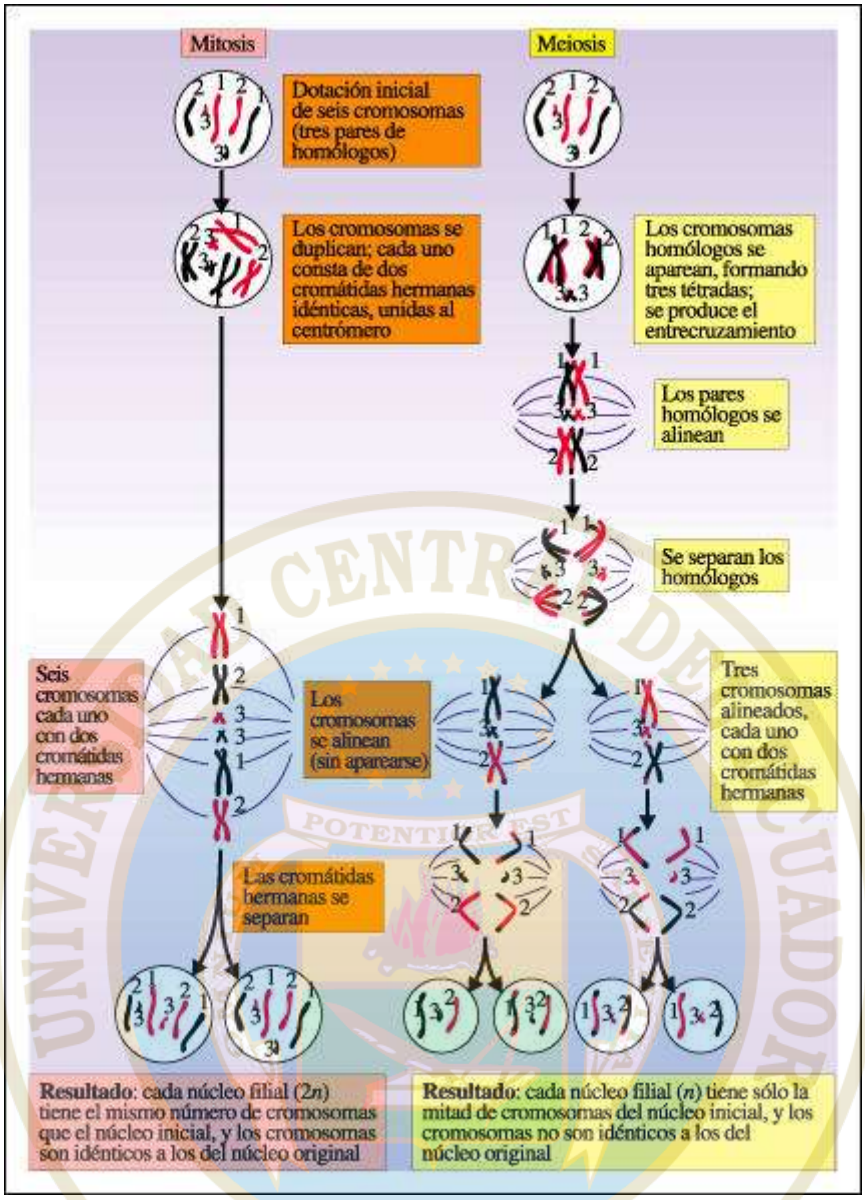


Esquema de los cambios en el número de cromátides en los cromosomas a lo largo del ciclo de vida.

Durante la meiosis, los miembros de cada par de cromosomas homólogos se separan y cada gameto haploide (n), producido por una célula diploide (2n), lleva sólo un miembro de cada par de homólogos. En la fecundación, los núcleos del espermatozoide y del óvulo se unen en el cigoto, cuyo núcleo contiene, nuevamente, los cromosomas homólogos de a pares. Cada par está formado por un cromosoma homólogo proveniente de un progenitor y un homólogo proveniente del otro progenitor. Aquí se usan los colores rojo y negro para indicar los cromosomas paternos y maternos de cada par homólogo, respectivamente.

Diferencias entre mitosis y meiosis

Los acontecimientos que tienen lugar durante la meiosis se asemejan a los de la mitosis, pero una comparación de los dos procesos muestra un buen número de diferencias importantes



Comparación de la mitosis y la meiosis. En estos ejemplos, cada célula diploide tiene seis cromosomas (2n = 6). Las características comunes a ambos procesos están escritas sobre fondo naranja; las características de la mitosis en rosa y las propias de la meiosis en amarillo.

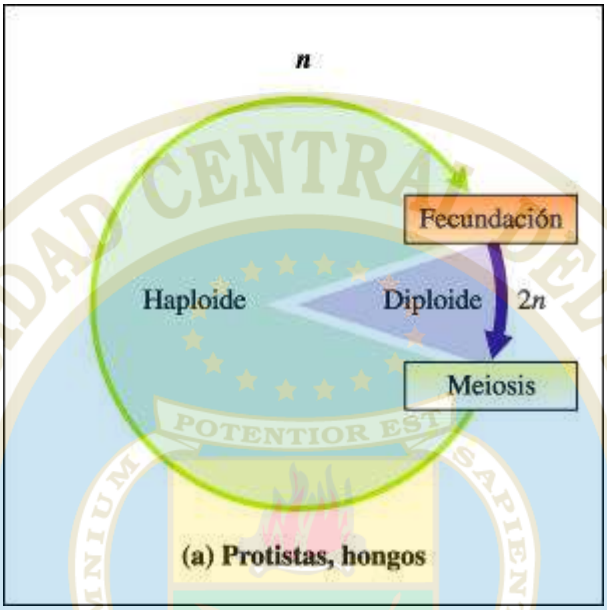
La meiosis ocurre en distintos tipos de ciclos vitales

La meiosis, según en qué especie se produzca, ocurre en diferentes momentos del ciclovital. En muchos protistas y hongos, tales como el alga Chlamydomonas y el moho Neurospora, ocurre inmediatamente después de la fusión de las células fecundantes. Las células, habitualmente son haploides, y la meiosis restablece el número haploide después de la fecundación.

En las plantas, la fase haploide típicamente alterna con una fase diploide. En los helechos, por ejemplo, la forma más común y conspicua es el individuo diploide, el esporofito. Los esporofitos de los helechos producen esporas por meiosis, que habitualmente se encuentran en la parte inferior de sus frondes (hojas). Estas esporas, que tienen el número haploide de cromosomas, germinan y forman plantas mucho más pequeñas, los gametofitos, que típicamente consisten sólo en unas pocas capas de células, todas ellas haploides. Los pequeños gametofitos

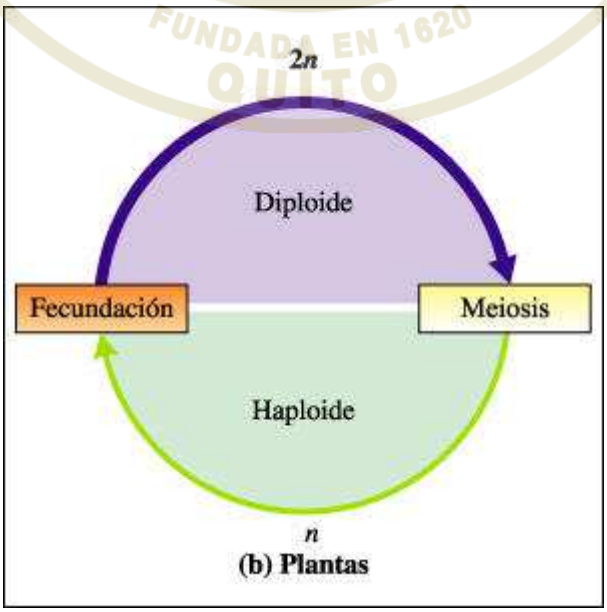
haploides producen gametos por mitosis; los gametos se fusionan y luego desarrollan un nuevo esporofito diploide. Este proceso, en el cual una fase haploide es seguida por una fase diploide y nuevamente por otra haploide, se conoce como alternancia de generaciones. La alternancia de generaciones ocurre en todas las plantas que se reproducen sexualmente, aunque no siempre en la misma forma.

Los seres humanos tienen el ciclo biológico típico de los animales en el cual los individuos diploides producen gametos haploides por meiosis, inmediatamente antes de la fecundación. La fecundación de los gametos masculino y femenino restablece el número diploide de cromosomas. Prácticamente, todo el ciclo vital transcurre en el estado diploide.



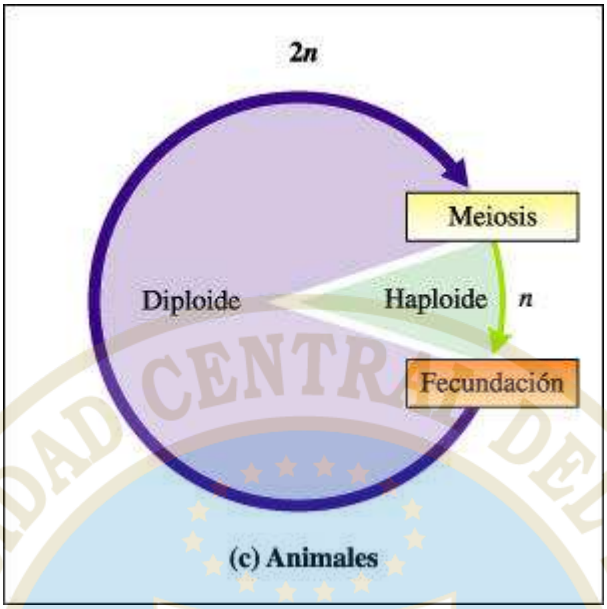
La fecundación y la meiosis pueden ocurrir en diferentes momentos del ciclo vital según el tipo de organismo del que se trate. Ciclo de vida de protistas y hongos.

a) En muchos protistas y hongos, aunque no en todos, la meiosis ocurre inmediatamente después de la fecundación. La mayor parte del ciclo vital transcurre en el estado haploide (indicado con una línea verde).



Ciclo de vida de las plantas.

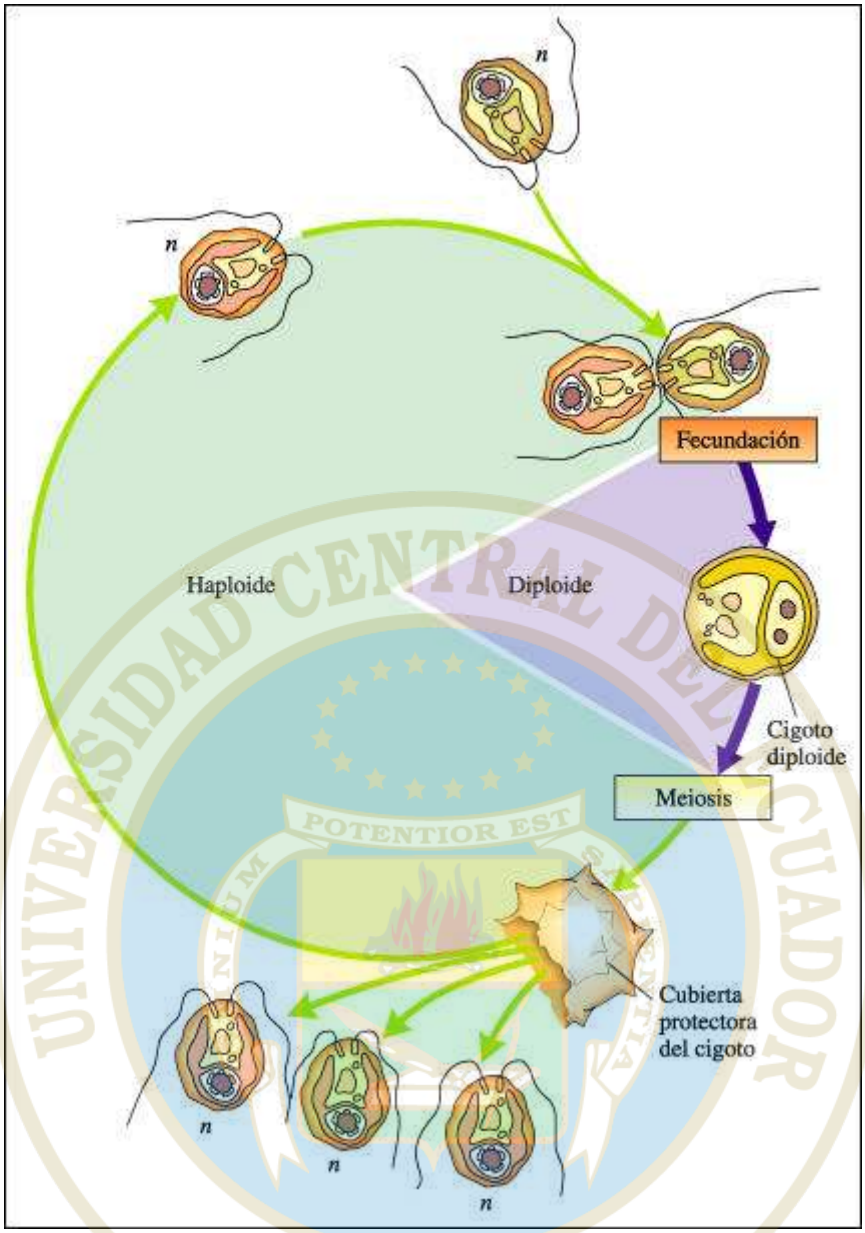
b) En las plantas, la fecundación y la meiosis están separadas en el tiempo. El ciclo vital del organismo incluye una fase diploide (representada por la línea azul) y una fase haploide (verde).



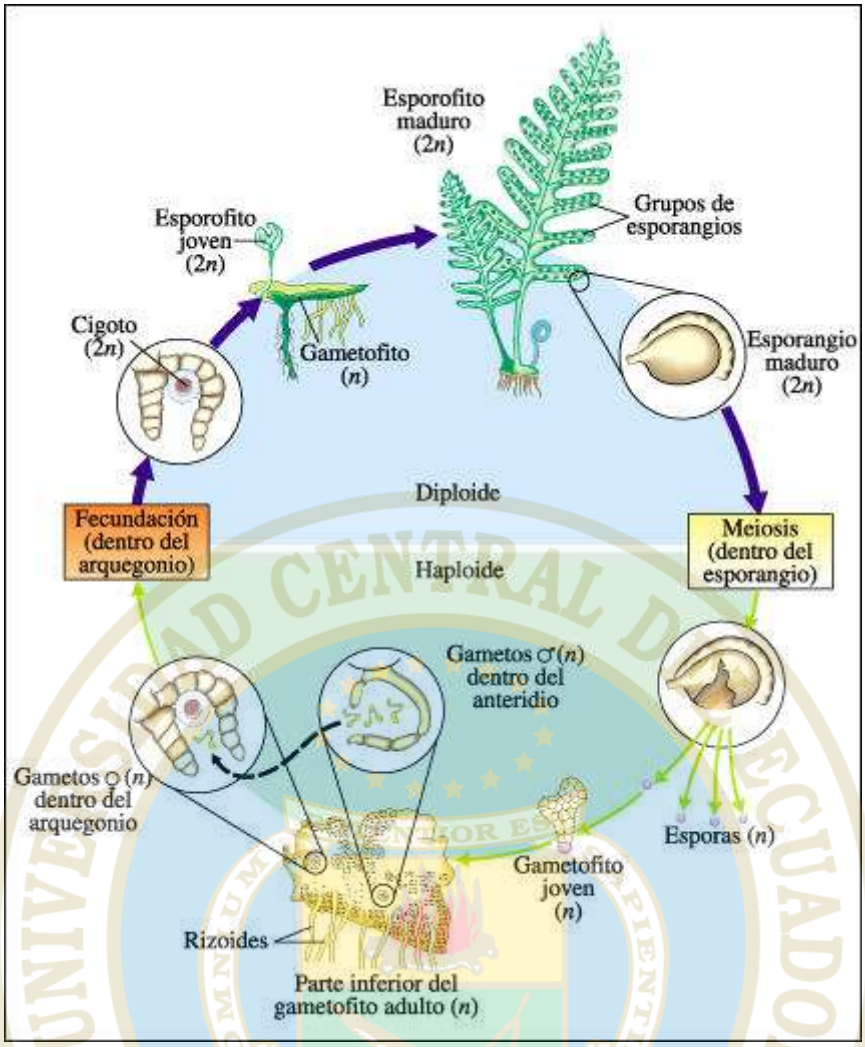
Ciclo de vida de los animales.

c) En los animales, la meiosis es inmediatamente seguida por la fecundación. En consecuencia, durante la mayor parte del ciclo vital el organismo es diploide.

El organismo, en este caso Chlamydomonas, es haploide durante la mayor parte de su vida. La fecundación se produce por la unión de dos células fecundantes de cepas diferentes y da origen a un cigoto diploide. El cigoto produce una cubierta gruesa que le permite permanecer latente durante condiciones rigurosas. Después de este período de latencia, el cigoto se divide por meiosis, formando cuatro células haploides. Cada célula haploide puede reproducirse asexualmente (por mitosis) para formar más células haploides o, en condiciones ambientales adversas, las células haploides de una línea fecundante particular pueden fusionarse con células de un tipo opuesto, iniciándose así otro ciclo sexual.

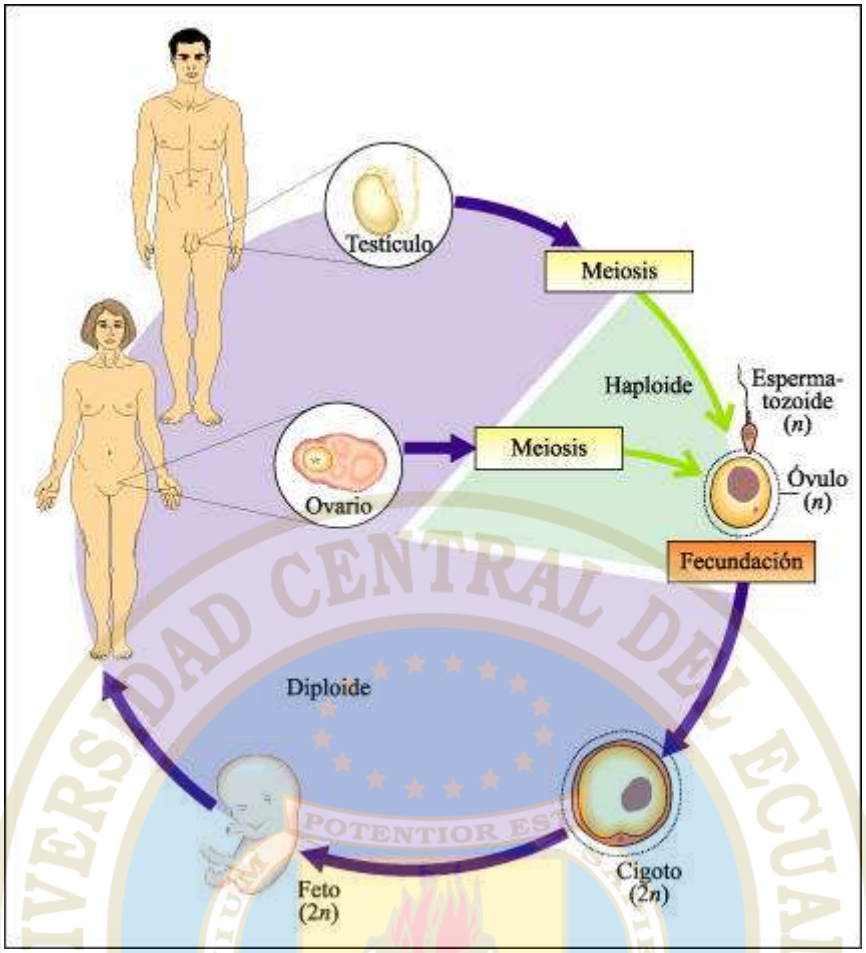


Ciclo de vida de Chlamydomonas.



El ciclo vital de un helecho.

En los esporangios (a la derecha), se producen, por meiosis, las esporas haploides, que luego son liberadas. De las esporas se desarrollan gametofitos haploides. En muchas especies, los gametofitos tienen sólo unas pocas capas de células y adoptan una forma similar a un corazón, como se muestra aquí (parte inferior). De la superficie inferior del gametofito aparecen filamentos, los rizoides, que penetran en el suelo. En la superficie inferior del gametofito hay arquegonios, estructuras con forma de botella, que contienen las gametos femeninos y los anteridios, que contienen a los gametos masculinos. Cuando los gametos masculinos maduran y hay un aporte adecuado de agua, los anteridios se rompen y los gametos masculinos, que tienen numerosos flagelos, nadan hasta los arquegonios y fecundan a los gametos femeninos. Del cigoto se desarrolla el esporofito diploide (2n), que crece del arquegonio, contenido en el gametofito. Después que el joven esporofito se arraigó en el suelo, el gametofito se desintegra. El esporofito madura, desarrolla esporangios, en los cuales ocurre la meiosis y así comienza nuevamente el ciclo.



El ciclo vital de Homo sapiens.

Los gametos (óvulos y espermatozoides) son producidos por meiosis. En la fecundación, los gametos haploides se fusionan, restableciéndose, en el cigoto, el número diploide. El cigoto dará lugar a un hombre o a una mujer que, cuando maduren, nuevamente producirán gametos haploides. Como en el caso de la mayoría del resto de los animales, las células son diploides durante casi todo el ciclo de vida; la única excepción son los gametos.
En la especie humana, a partir de cada espermatocito primario diploide se forman, en el hombre, cuatro espermátidas haploides, que se diferencian en cuatro espermatozoides. En la mujer, en cambio, a partir de cada ovocito primario diploide, el citoplasma se divide desigualmente y se produce un solo óvulo haploide; los núcleos haploides restantes forman los cuerpos o corpúsculos polares que se desintegran.

Capítulo 12. En el jardín de un monasterio: el comienzo de la genética

Las nociones más tempranas acerca de la herencia biológica giraban alrededor de la inquietud de conocer cómo se transmiten las características hereditarias de generación en generación.

La revolución en la genética se produjo cuando el concepto de mezcla fue reemplazado por el concepto de factor o unidad de la herencia. La gran contribución de Mendel fue demostrar que las características heredadas son llevadas en unidades discretas que se reparten por separado -se redistribuyen- en cada generación. Estas unidades discretas, que Mendel llamó elemente, son los que hoy conocemos como genes.
La hipótesis de que cada individuo lleva un par de factores para cada característica y que los miembros del par segregan -es decir, se separan- durante la formación de los gametos, se conoce como primera ley de Mendel, o principio de segregación. La segunda ley de Mendel, o principio de la distribución independiente, establece que, cuando se forman los gametos, los alelos del gen para una característica dada segregan independientemente de los alelos del gen para otra característica.

Las mutaciones son cambios abruptos en el genotipo. Son la fuente primaria de las variantes genéticas estudiadas por Mendel. Diferentes mutaciones en un gen único incrementan la diversidad de alelos de ese gen en la población. En consecuencia, la mutación aporta la variabilidad existente entre los organismos, que es la materia prima para la evolución.
Las investigaciones realizadas por Mendel no fueron valoradas por sus colegas científicos y tuvieron que esperar mucho tiempo hasta ser "redescubiertas". Las décadas que siguieron al redescubrimiento de los trabajos de Mendel fueron muy ricas en estudios genéticos que resultarían de enorme importancia.

Concepciones acerca de la herencia

Transcurrieron muchos siglos en los que diferentes creencias y mitos predominaron sobre las explicaciones científicas. A mediados del siglo XIX, ya se sabía que los óvulos y los espermatozoides son células especializadas y que, tanto el óvulo como el espermatozoide, contribuyen a las características hereditarias del nuevo individuo. Pero ¿cómo, estas células especiales llamadas gametos, son capaces de transmitir las centenas de características involucradas en la herencia? La herencia mezcladora, que sostenía que las características de los progenitores se mezclaban en la progenie, como en una mezcla de dos fluidos, fue una de las hipótesis. Sin embargo, esta explicación no tenía en cuenta la persistente herencia de ciertas variantes que indudablemente ocurría.
Este es un homúnculo ("hombrecito"), futuro ser humano en miniatura, dentro de un espermatozoide.

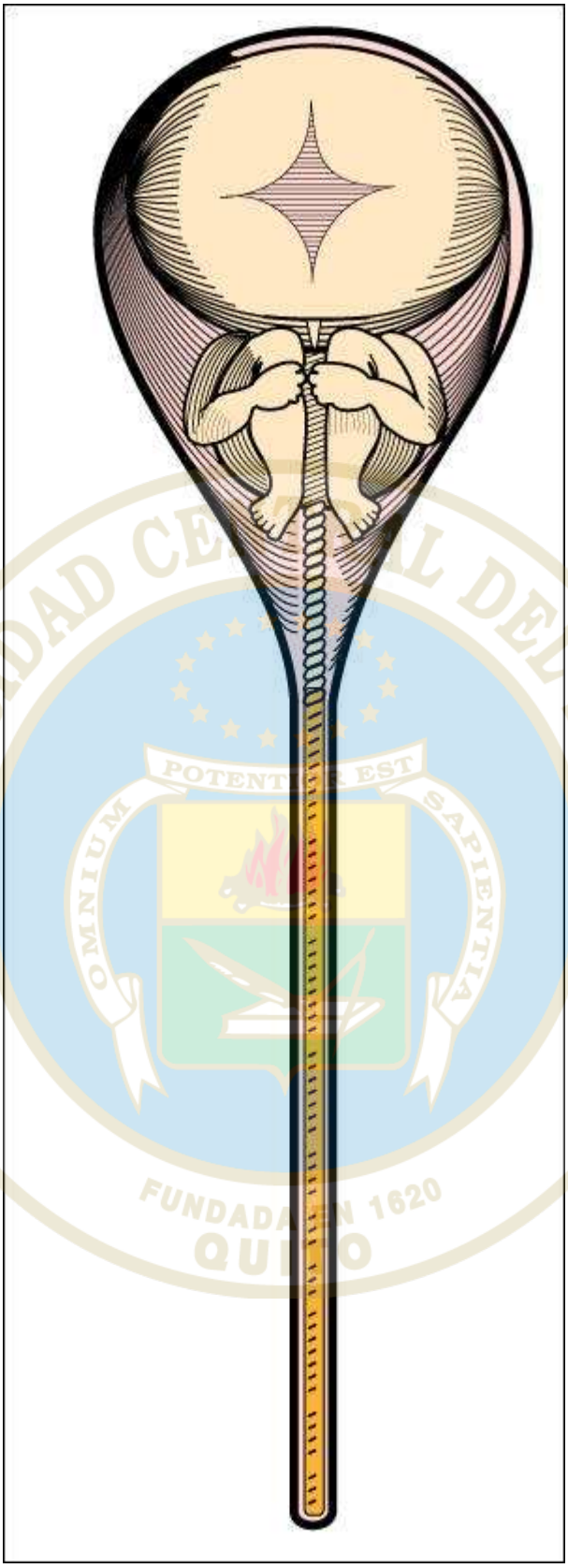


Imagen de lo que creían ver los animalculistas o espermistas de los siglos XVII y XVIII cuando miraban espermatozoides

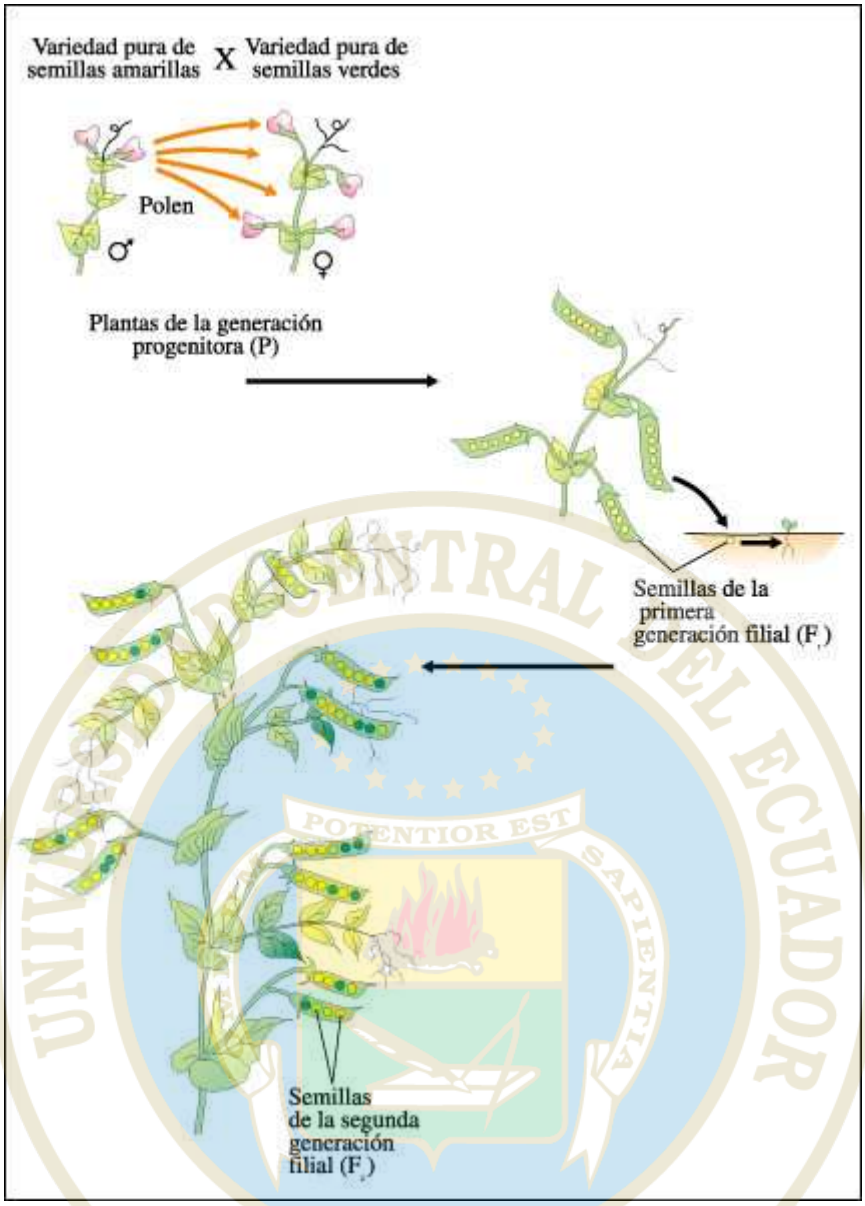
Los principios de Mendel

La primera ley de Mendel, o principio de segregación establece que cada individuo lleva un par de factores para cada característica y que los miembros del par segregan -es decir, se separan- durante la formación de los gametos.

Si los miembros del par son iguales, se dice que el individuo es homocigota para la característica determinada por ese gen; si son diferentes, el individuo es heterocigota para esa característica. Las diferentes formas de un mismo gen son conocidas como alelos.

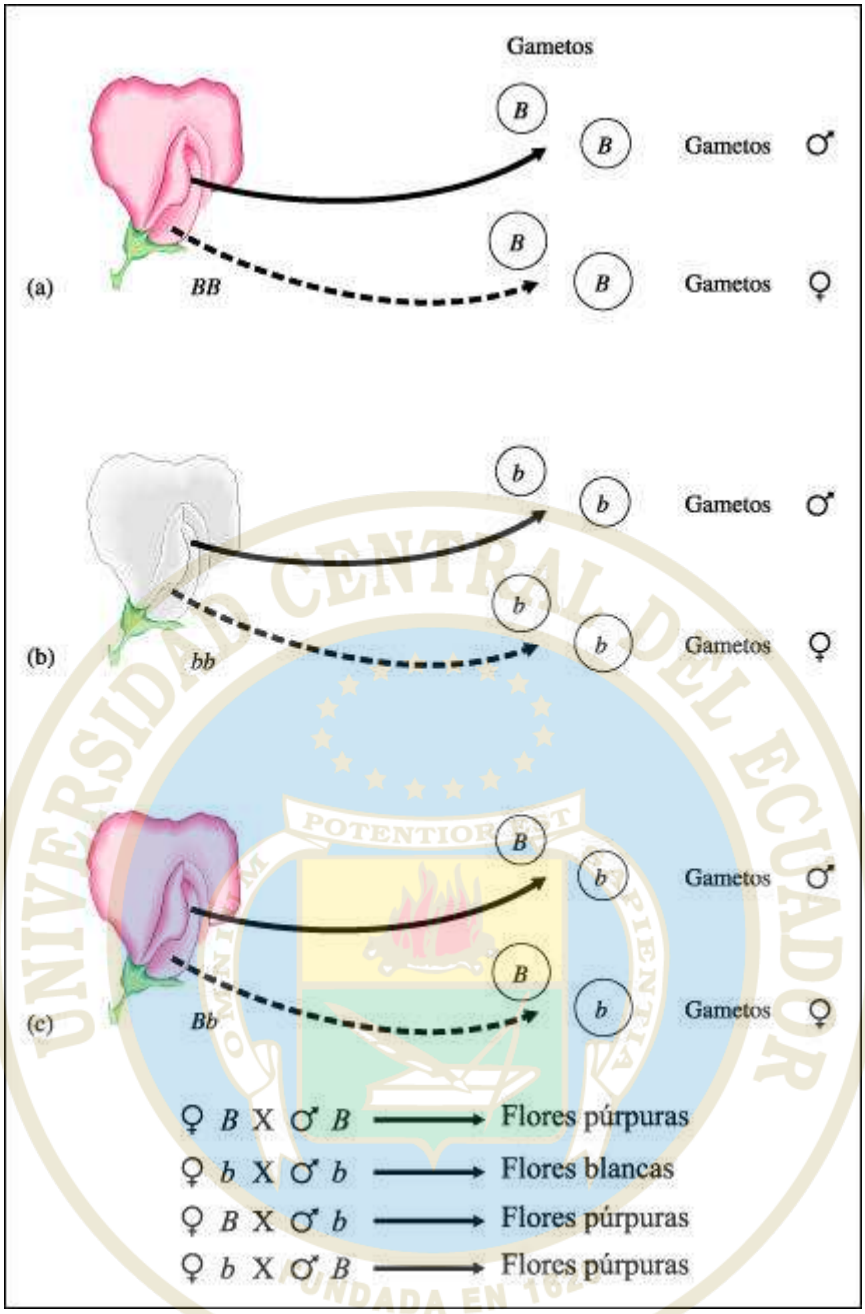
La constitución genética de un organismo se denomina genotipo. Sus características externas observables se conocen como fenotipo. Un alelo que se expresa en el fenotipo de un individuo heterocigota, con exclusión del otro alelo, es un alelo dominante; aquel cuyos efectos no se observan en el fenotipo del heterocigota es un alelo recesivo. En los cruzamientos que involucran a dos individuos heterocigotas para el mismo gen, la relación en la progenie del fenotipo dominante con respecto al recesivo es 3:1.

Mendel cruzó una planta de guisante pura de semillas amarillas con una planta pura de semillas verdes, transfiriendo el polen de las anteras de las flores de una planta a los estigmas de las flores de otra planta. Estas plantas constituyeron la generación progenitora (P). Las flores así polinizadas originaron vainas de guisantes que contenían solamente semillas amarillas. Estos guisantes -que son semillas- constituyeron la generación F1. Cuando las plantas de la F1 florecieron, las dejó autopolinizarse. Las vainas que se originaron de las flores autopolinizadas (generación F2) contenían tanto semillas amarillas como verdes, en una relación aproximada de 3:1, o sea aproximadamente 3/4 eran amarillas y 1/4 verdes.



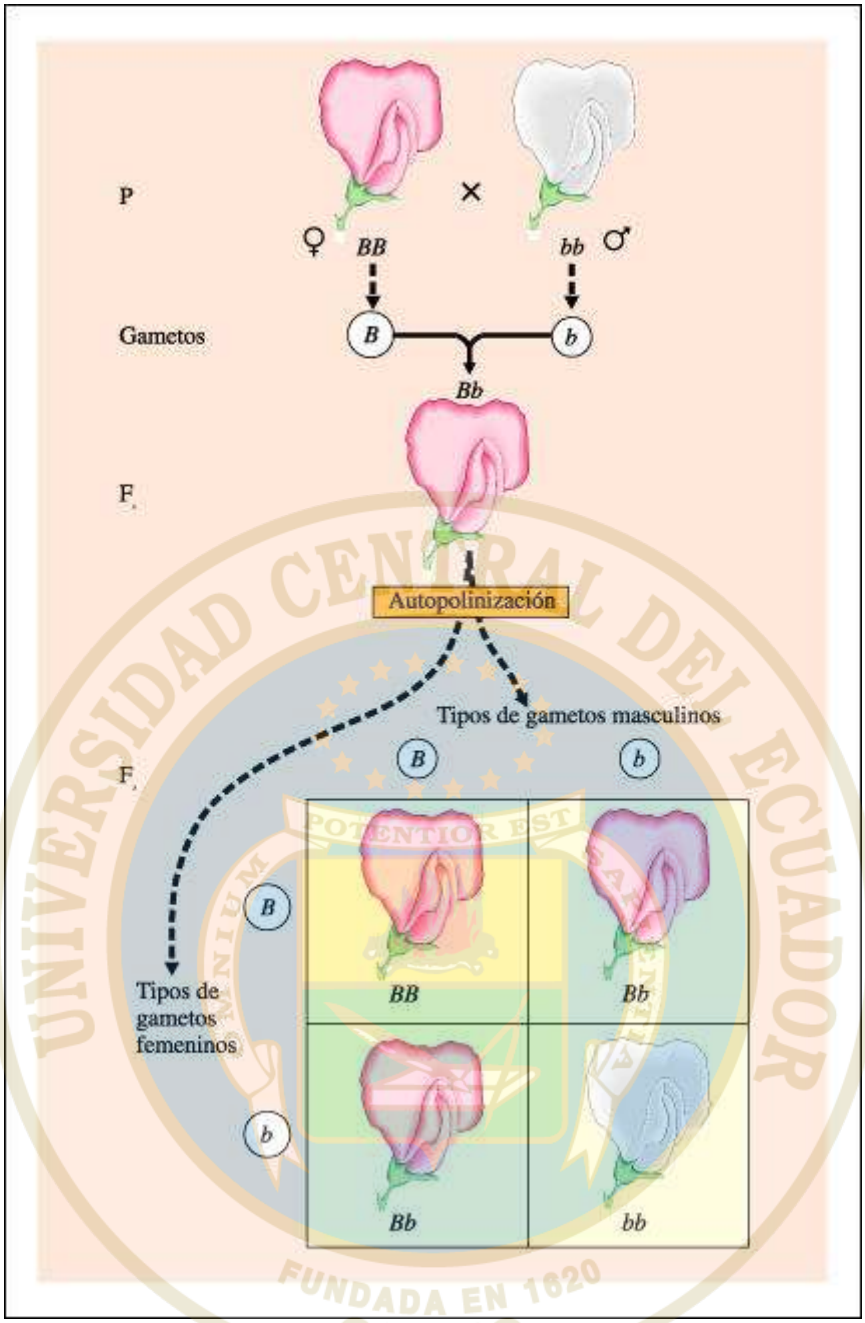
Esquema de los experimentos de Mendel.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO



Esquema de la segregación de los alelos durante la formación de los gametos.

Una planta de guisante homocigota para flores púrpuras, se representa como BB en símbolos genéticos ya que el alelo para flor púrpura es dominante (B). Esta planta BB, sólo produce gametos, ya sean femeninos o masculinos, con el alelo para flor púrpura (B). Del mismo modo, una planta de guisante de flores blancas es homocigota recesiva (bb) y solamente produce gametos femeninos o masculinos con el alelo para flor blanca (b). Finalmente, una planta heterocigota (Bb) posee flores púrpura ya que el alelo para flor púrpura (B) es dominante sobre el alelo para flor blanca (b); esta planta produce la mitad de los gametos con el alelo B y la otra mitad, con el alelo (b), ya sea que se trate de gametos femeninos o masculinos.



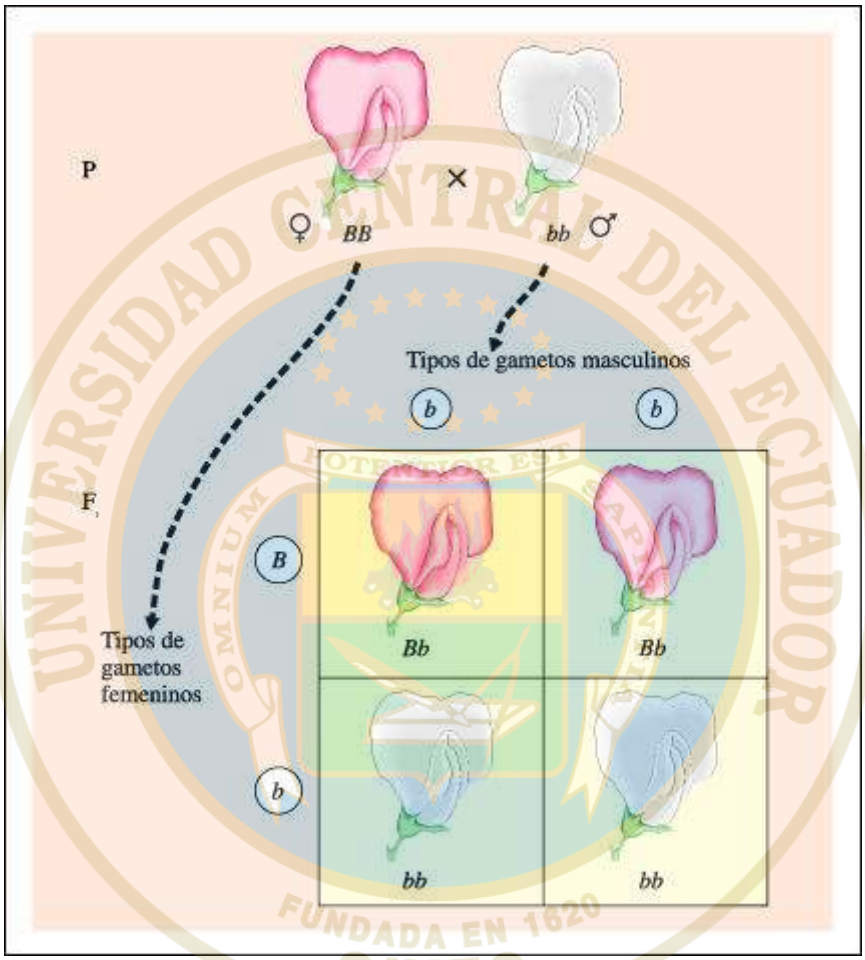
Esquema del principio de segregación de Mendel.

Se muestran las generaciones F1 y F2 después de un cruzamiento entre plantas de la generación P: una planta de guisante homocigota dominante para flores púrpuras (BB) y una planta homocigota recesiva para flores blancas (bb).

El fenotipo de la progenie de este cruzamiento-la generación F1- es púrpura, pero su genotipo es Bb. La F1 heterocigota produce cuatro tipos de gametos: masculinos B, femeninos B, masculinos b y femeninos b, en proporciones iguales. Cuando esta planta se autopoliniza, los gametos masculinos y los femeninos, B y b, se combinan al azar y forman, en promedio 1/4 BB (púrpura), 2/4 (o 1/2) Bb (púrpura) y 1/4 bb (blanco). La relación genotípica subyacente 1:2:1 es la que da cuenta de la relación fenotípica de tres dominantes (púrpura) a un recesivo (blanco), que se expresa como 3:1. La distribución de las variantes en la F2 se muestra en un tablero de

Punnett, que recibió su nombre del genetista inglés que utilizó este tipo de diagrama para el análisis de las características determinadas genéticamente.

Un cruzamiento de prueba, en el cual un individuo con una característica fenotípica dominante -pero con un genotipo desconocido- se cruza con un individuo homocigota para el alelo recesivo, revela el genotipo desconocido. Si en un cruzamiento de prueba que involucra a un gen aparecen en la progenie los dos fenotipos posibles, el individuo probado es heterocigota; si, en cambio, en la progenie solamente aparece el fenotipo dominante, el individuo es homocigota para el alelo dominante.

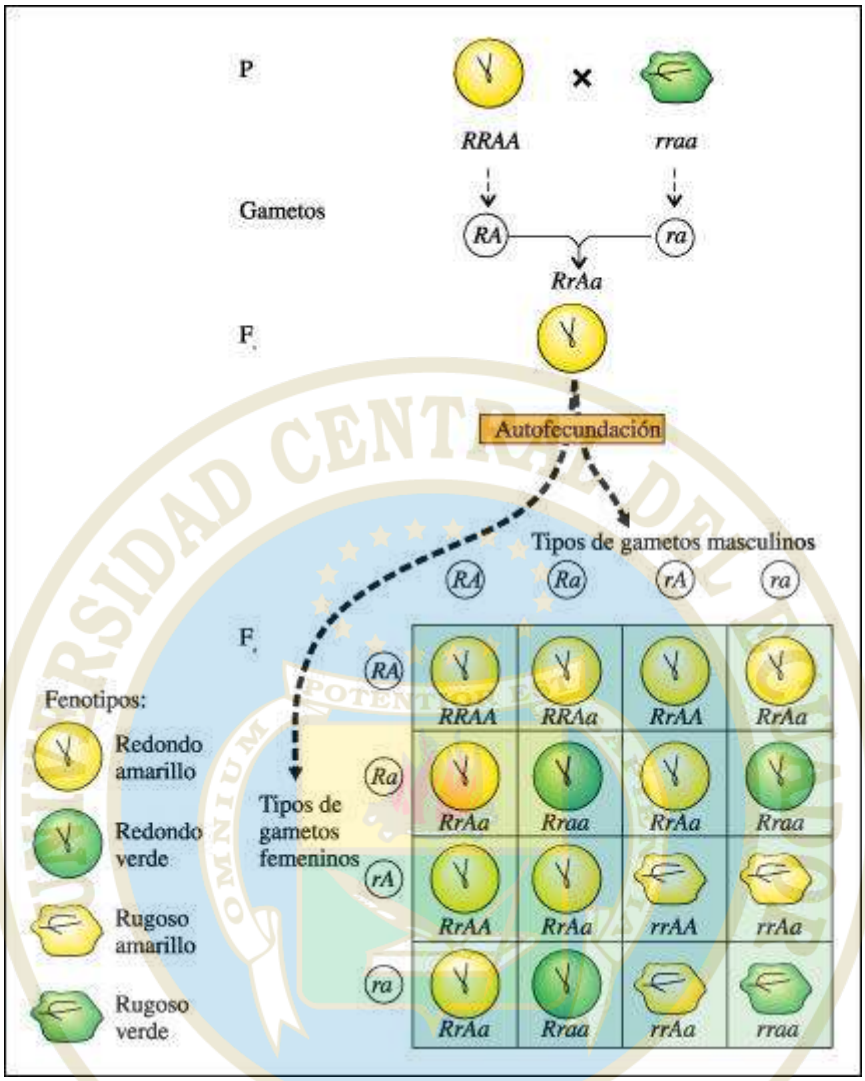


Cruzamiento de prueba.

Para que una flor de guisante sea blanca, la planta debe ser homocigota para el alelo recesivo (bb). Pero una flor de guisante púrpura puede ser producida por una planta de genotipo Bb o por una de genotipo BB. ¿Cómo se podría distinguir una de otra? Los genetistas resuelven este problema cruzando estas plantas con otras que sean homocigotas recesivas. Este tipo de experimento se conoce como cruzamiento de prueba. Como se muestra aquí, la relación fenotípica en la generación F1 -de igual número de plantas con flor púrpura que de plantas con flor blanca (1:1)- indica que la planta con flor púrpura utilizada como progenitor en el cruzamiento de prueba era heterocigota.

El segundo principio de Mendel, el principio de la distribución independiente, se aplica al comportamiento de dos o más genes diferentes. Este principio establece que los alelos de un gen segregan independientemente de los alelos de otro gen.

Cuando se cruzan organismos heterocigotas para cada uno de dos genes que se distribuyen independientemente, la relación fenotípica esperada en la progenie es 9:3:3:1.



Esquema del principio de la distribución independiente de Mendel.

Una planta homocigota para semillas redondas (RR) y amarillas (AA) se cruza con una planta que tiene semillas rugosas (rr) y verdes (aa). Toda la generación Fl tiene semillas redondas y amarillas (RrAa). Veamos en qué proporciones aparecen las variantes en la generación F2. De las 16 combinaciones posibles en la progenie, 9 muestran las dos variantes dominantes (RA, redonda y amarilla), 3 muestran una combinación de dominante y recesivo (Ra, redonda y verde), 3 muestran la otra combinación (rA, rugosa y amarilla) y 1 muestra las dos recesivas (ra, rugosa y verde). Esta distribución 9:3:3:1 de fenotipos siempre es el resultado esperado de un cruzamiento en que intervienen dos genes que se distribuyen independientemente, cada uno con un alelo dominante y uno recesivo en cada uno de los progenitores.

Mutaciones

A partir de los trabajos de Mendel se realizaron numerosas investigaciones sobre la herencia. El botánico Hugo de Vries, en sus estudios sobre herencia mendeliana en

la planta "hierba del asno", también llamada "diego de noche", encontró que la herencia en esta especie generalmente era ordenada y predecible, como ocurría en el guisante. Sin embargo, ocasionalmente aparecía alguna variante que no estaba presente ni en los progenitores ni en ningún antecesor de esta planta.

De Vries conjeturó que estas variantes surgían como resultado de cambios súbitos en los genes y que la variante producida por un gen cambiado se transmitía luego a la progenie, como lo hace cualquier otra característica hereditaria. De Vries denominó mutaciones a estos cambios hereditarios repentinos, y a los organismos que exhibían estos cambios, mutantes. Los conceptos propuestos por de Vries resultaron erróneos, el concepto de mutación como fuente de la variación genética demostró ser de suma importancia, aunque la mayoría de sus ejemplos no eran válidos.

Hoy se sabe que las mutaciones son cambios abruptos en el material genético. Como resultado de las mutaciones, existe una amplia gama de variabilidad en las poblaciones naturales. En un ambiente heterogéneo o cambiante, una variación determinada puede darle a un individuo o a su progenie una ligera ventaja. En consecuencia, aunque las mutaciones no determinan la dirección del cambio evolutivo, constituyen la fuente primaria y constante de las variaciones hereditarias que hacen posible la evolución.

La influencia de Mendel

Los trabajos de Mendel no fueron interpretados en toda su dimensión cuando fueron presentados a la comunidad científica. No fue hasta 1900 que los biólogos aceptaron los hallazgos de Mendel. En un solo año, su trabajo fue redescubierto por tres científicos quienes, en forma independiente, habían hecho experimentos similares y estaban revisando la literatura especializada para confirmar sus resultados. Durante los 35 años en que el trabajo de Mendel permaneció en la oscuridad se había efectuado un considerable progreso en la microscopía y, en consecuencia, en el estudio de la estructura celular. Durante este período, se descubrieron los cromosomas y se observaron y describieron por primera vez sus movimientos durante la mitosis. Durante estos años, también se descubrió el proceso por el cual se forman los gametos y los sucesos de la meiosis fueron rápidamente relacionados con los principios mendelianos de la herencia. En las décadas que siguieron al redescubrimiento del trabajo de Mendel se realizó una enorme cantidad de estudios genéticos.



Capítulo 13. Extensión de la genética mendeliana

Los trabajos de Mendel fueron redescubiertos en Europa en 1900 por Hugo de Vries y otros científicos y atrajeron una gran atención en todo el mundo, estimulando muchos estudios de investigadores que buscaban confirmar y extender sus

observaciones. El redescubrimiento de los trabajos de Mendel fue el catalizador de muchos nuevos descubrimientos en genética que condujeron a la identificación de los cromosomas como los portadores de la herencia. Sin embargo, algunas de las conclusiones de Mendel debieron ser modificadas.

Si bien muchas de las características se heredan de acuerdo con las leyes establecidas por Mendel, otras, tal vez la mayoría, siguen patrones de herencia más complejos. Ciertas interacciones entre los alelos, interacciones entre los genes, e interacciones con el medio ambiente explican gran parte de estas desviaciones de los principios mendelianos.

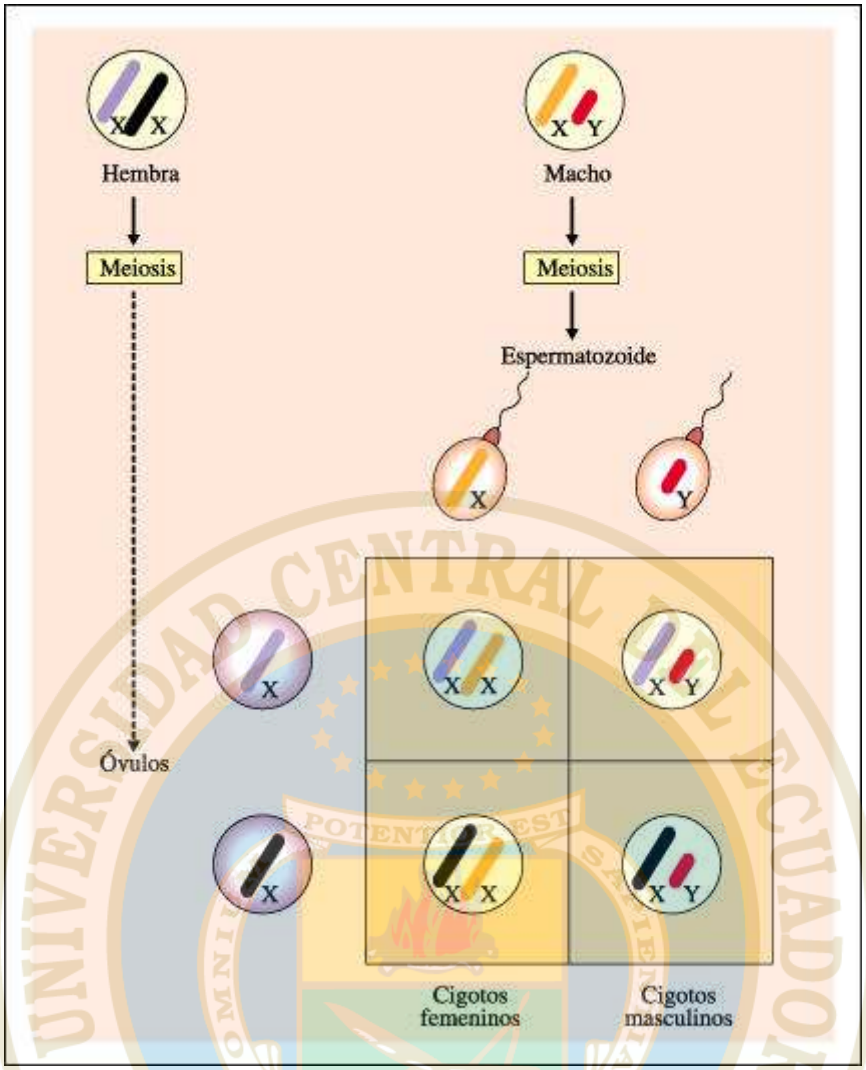
Muchas veces, en los cromosomas ocurren cambios que, según afecten su número o estructura, se clasifican como alteraciones cromosómicas numéricas o alteraciones cromosómicas estructurales, respectivamente. A veces, estas alteraciones, o mutaciones, tienen consecuencias perjudiciales para los individuos, pues alteran su viabilidad o su fertilidad. Otras veces, sin embargo, los cambios cromosómicos se mantienen como parte de la variabilidad genética entre los organismos y contribuyen al cambio evolutivo y al origen de nuevas especies.

Genes y cromosomas

Un fuerte apoyo a la hipótesis de que los genes están en los cromosomas, provino de los estudios hechos por el genetista Morgan y su grupo en la mosquita de la fruta D. melanogaster. Dado que es fácil de criar y mantener, la Drosophila ha sido usada en una variedad de estudios genéticos. Esta mosca tiene 4 pares de cromosomas; 3 pares -los autosomas - son estructuralmente iguales en ambos sexos, pero el cuarto par, los cromosomas sexuales, es diferente. En la mosquita de la fruta, como en muchas otras especies (incluidos los humanos), los dos cromosomas sexuales son XX en las hembras y XY en los machos.

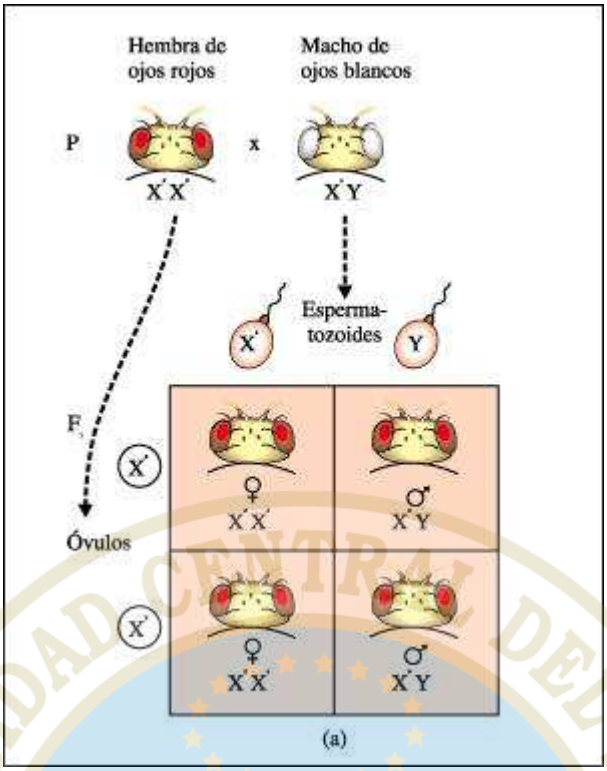
En el momento de la meiosis, los cromosomas sexuales, al igual que los autosomas, segregan. Cada óvulo recibe un cromosoma X, pero la mitad de los espermatozoides recibe un cromosoma X y la otra mitad, un cromosoma Y. Así, en Drosophila, en los humanos y en muchos otros organismos (aunque no en todos), es el gameto paterno el que determina el sexo de la progenie.

En los primeros años del siglo XX, los experimentos de cruzamientos de Drosophila mostraron que ciertas características están ligadas al sexo, o sea, que sus genes se encuentran en los cromosomas sexuales. Los genes ligados al X dan lugar a un patrón de herencia particular. En los machos, como no hay otro alelo presente, la existencia de un alelo recesivo en el cromosoma X es suficiente para que la característica se exprese en el fenotipo. Por oposición, una hembra heterocigota para una variante recesiva ligada al X portará esa variante, pero ésta no se manifestará en su fenotipo.



Determinación del sexo en organismos (como el ser humano y las moscas del género Drosophila) en los cuales el macho es heterogamético.

En la meiosis femenina, cada óvulo recibe un cromosoma X. En la meiosis masculina, cada espermatozoide puede recibir un cromosoma X o un cromosoma Y. Si un espermatozoide que lleva un cromosoma X fecunda al óvulo, el cigoto dará lugar a una hembra (XX); si un espermatozoide que lleva un cromosoma Y fecunda al óvulo, el cigoto dará lugar a un macho (XY).

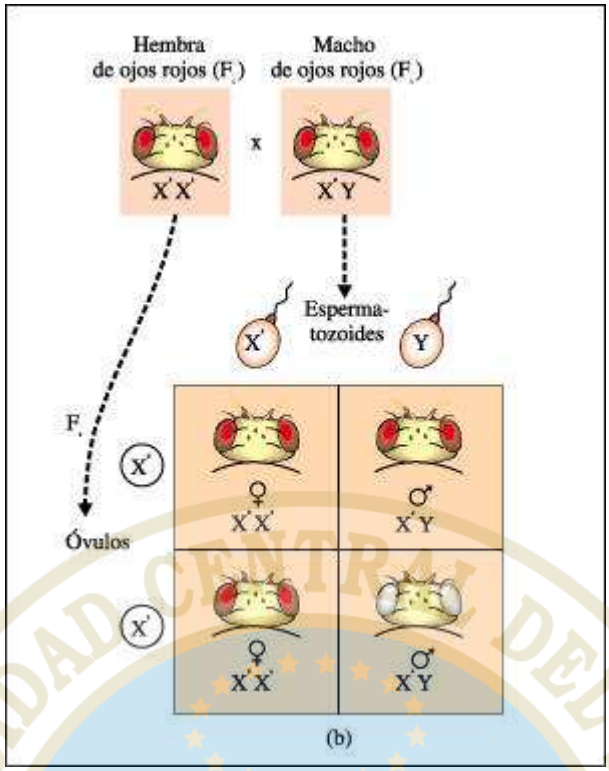


Diagramas del tablero de Punnett que representan los experimentos realizados después de descubrir un macho de Drosophila de ojos blancos.

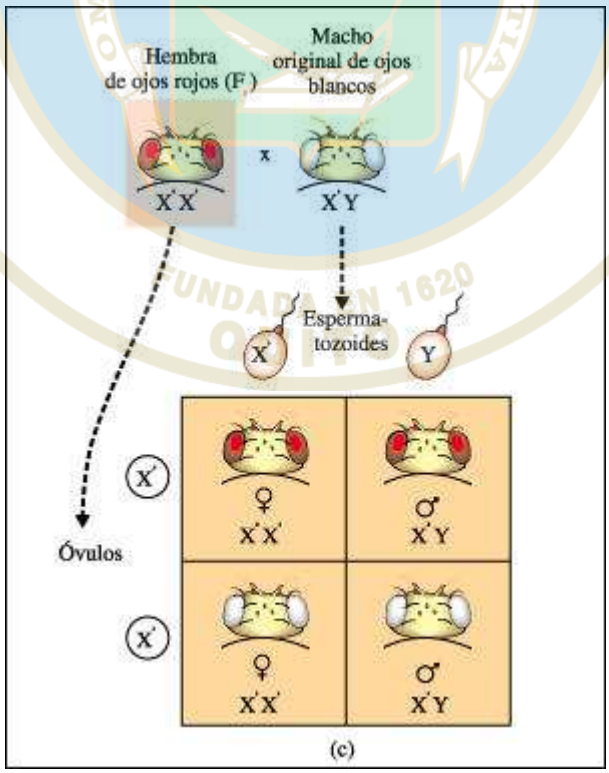
Diagramas del tablero de Punnett que representan los experimentos realizados después de descubrir un macho de Drosophila de ojos blancos.
Morgan cruzó primero una hembra homocigota de ojos rojos con el macho de ojos blancos; toda la progenie tuvo ojos rojos.

a) La característica ojos blancos es menos común en las moscas y está representada por una b, y B simboliza el alelo salvaje para ojos rojos. Como el gen está localizado en el cromosoma X, los alelos se designan comúnmente con superíndices.
13-6b

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
FUNDADA EN 1620
QUITO



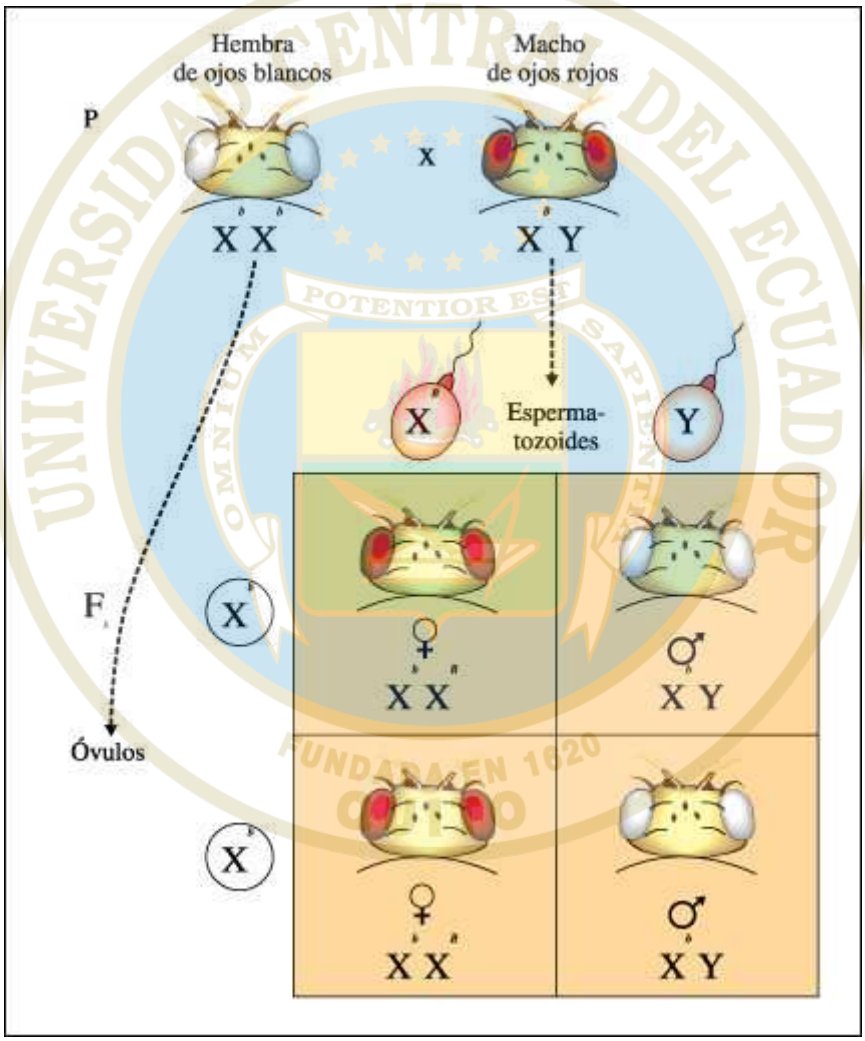
b) Morgan, luego apareó una hembra de ojos rojos de la Fl con un macho de ojos rojos de la Fl. Aunque en la generación F2 hubo machos de ojos rojos y de ojos blancos, todas las hembras F2 tuvieron ojos rojos, sugiriendo la existencia de una relación entre la herencia del color de los ojos y el comportamiento de los cromosomas sexuales.



c) Un cruzamiento de prueba entre una hembra Fl de ojos rojos y el macho original de ojos blancos produjo mosquitas de ojos rojos y de ojos blancos en ambos sexos.

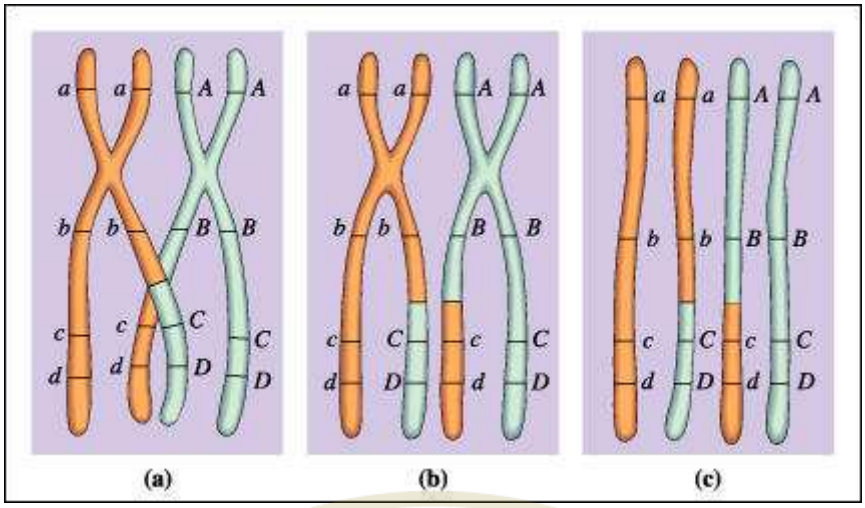
Esto llevó a la conclusión de que el gen para el color de ojos debía estar localizado en el cromosoma X. El alelo para ojos rojos (B) es dominante y el alelo para ojos blancos (b) es recesivo.

Por efecto del entrecruzamiento meiótico, los alelos se intercambian entre cromosomas homólogos. Estas recombinaciones ocurren porque: 1) los genes están dispuestos en un orden lineal fijo a lo largo de los cromosomas, y 2) los alelos de un gen dado están en sitios (loci) específicos en cromosomas homólogos. Los mapas cromosómicos, que muestran las posiciones relativas de los loci de los genes a lo largo de los cromosomas, han sido construidos a partir de datos de recombinación obtenidos de experimentos de cruzamientos. Aunque algunos genes se distribuyen independientemente, como predice la segunda ley de Mendel, otros tienden a permanecer juntos. Cuando los genes no se distribuyen independientemente, se dice que están ligados y su grado de ligamiento depende de la distancia relativa que existe entre ellos.



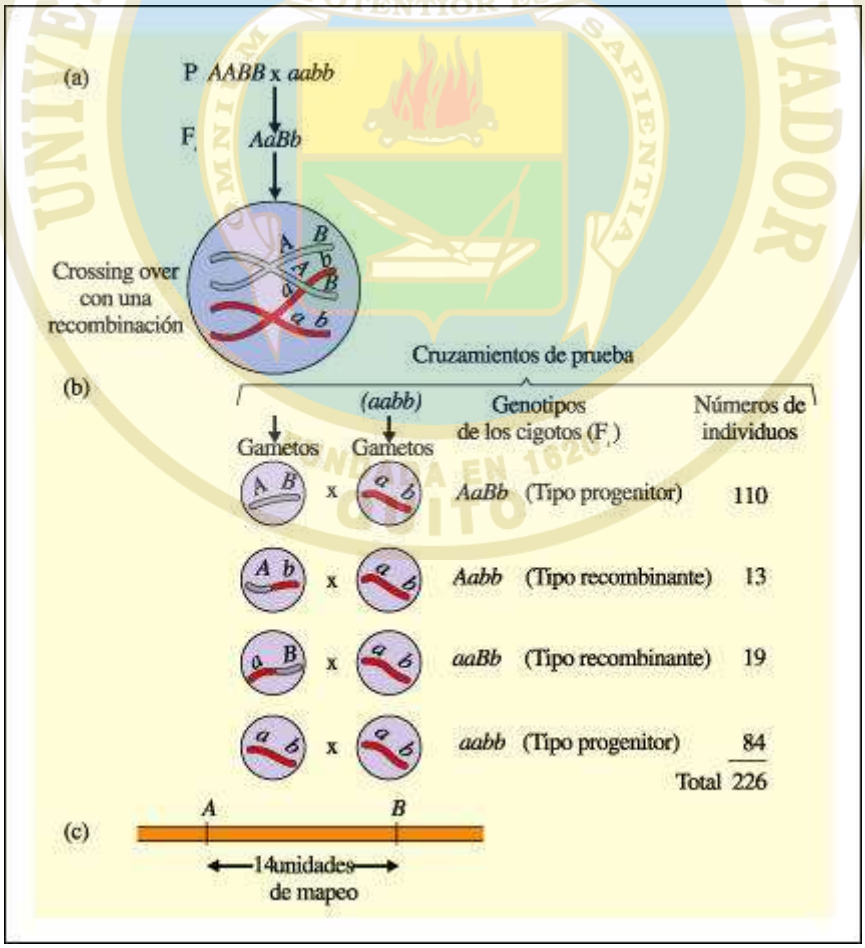
Progenie de un cruzamiento entre una mosquita de la fruta hembra de ojos blancos y un macho de ojos rojos, ilustrando lo que ocurre cuando el alelo recesivo está localizado en un cromosoma X.

Las hembras Fl, con un cromosoma X materno y otro paterno, son heterocigotas (Xb XB) y presentan ojos rojos. Pero los machos Fl, con su único cromosoma X recibido de la madre, llevan el alelo recesivo b, y serán todos de ojos blancos, dado que el cromosoma Y no lleva gen para color de ojos. Así, el alelo recesivo en el cromosoma X heredado de la madre se expresa en los machos de la progenie.



Entrecruzamiento

a) y b) El entrecruzamiento se inicia cuando se aparean las cromátides homólogas, al inicio de la meiosis I. Luego se produce la ruptura de las cromátides y los extremos de cada una de ellas se unen con los de su homóloga. De esta manera, los alelos se intercambian entre los cromosomas.
c) Como resultado de este proceso, los cromosomas homólogos tienen combinaciones de alelos diferentes de las iniciales.

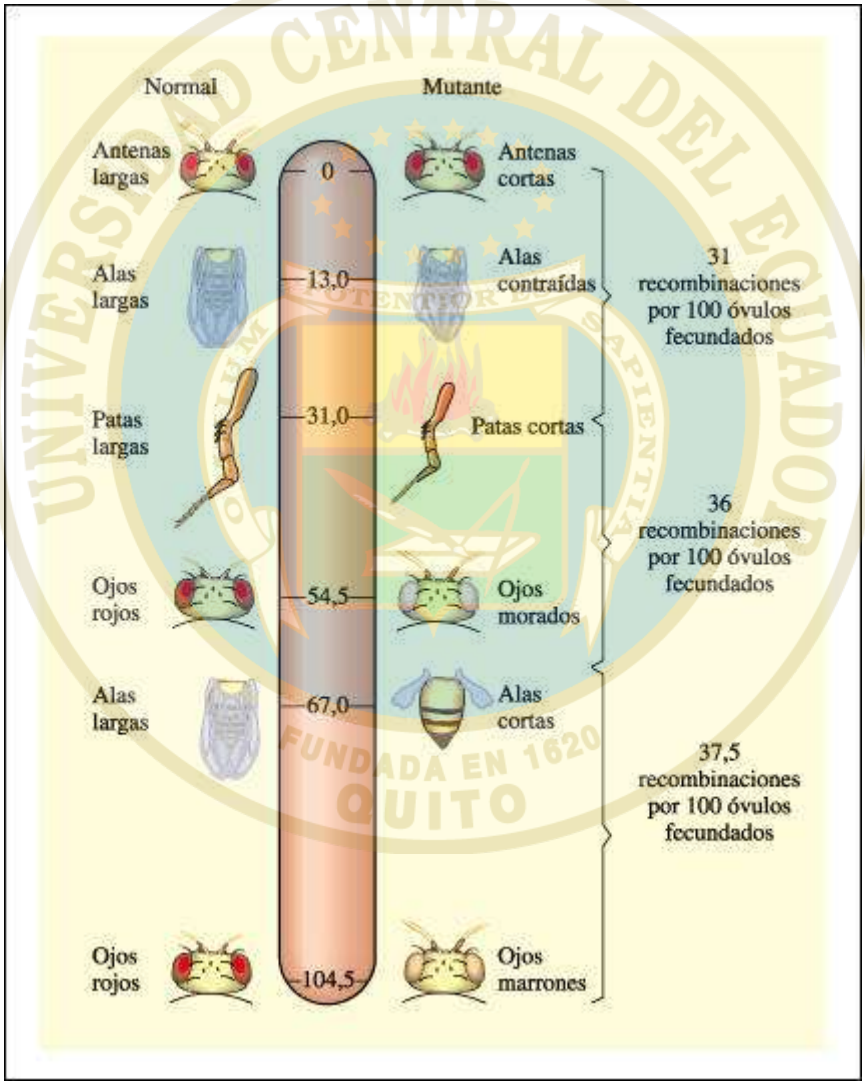


Determinación de la distancia de mapeo entre dos genes del mismo cromosoma.

a. Cuando un individuo homocigota dominante para dos genes localizados en el mismo par de cromosomas homólogos (AABB) se cruza con uno homocigota recesivo (aabb), la progenie F1 será toda heterocigota para ambos genes (AaBb). Si hay entrecruzamiento durante la meiosis, en el heterocigota los alelos de las cromátides de los dos homólogos pueden intercambiarse y, como resultado de la recombinación, formarse cuatro tipos diferentes de gametos. Los gametos progenitores -AB y ab- y los gametos de tipo recombinante -Ab y aB-.

b. Apareamiento entre el heterocigota de la generación F1 y un individuo homocigota recesivo (cruzamiento de prueba).

c. La cantidad de recombinantes (13 + 19=32) dividida por la cantidad total de descendientes indica el porcentaje de recombinación (32 / 226 = 0,14), se define como la distancia de mapeo entre los genes. Entonces, los genes A y B están a una distancia de 14 unidades de mapeo.

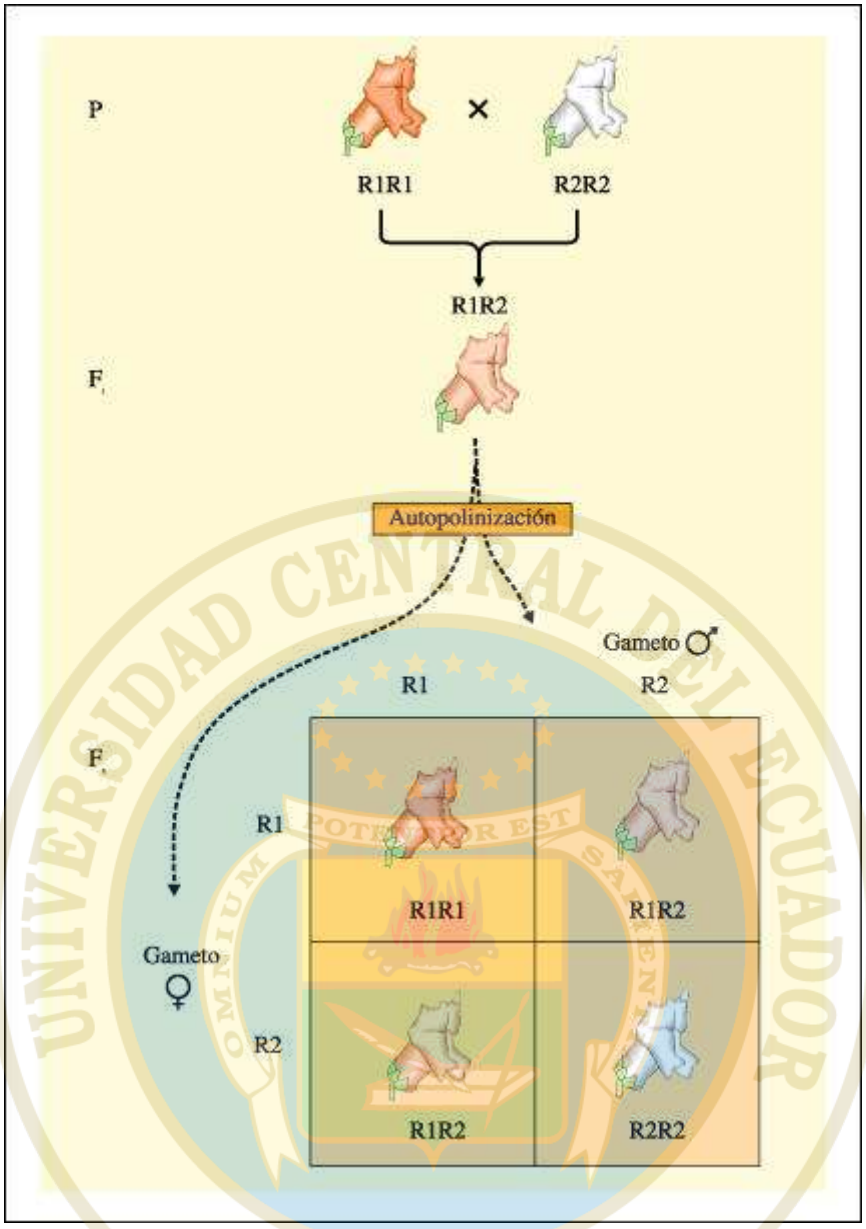


Porción de un mapa cromosómico de Drosophila melanogaster que muestra las posiciones relativas de algunos de los genes en el cromosoma 2, calculadas por la frecuencia de recombinaciones. Como puede verse, más de un gen puede afectar a una sola característica, como el color de los ojos.

Ampliando el concepto de gen

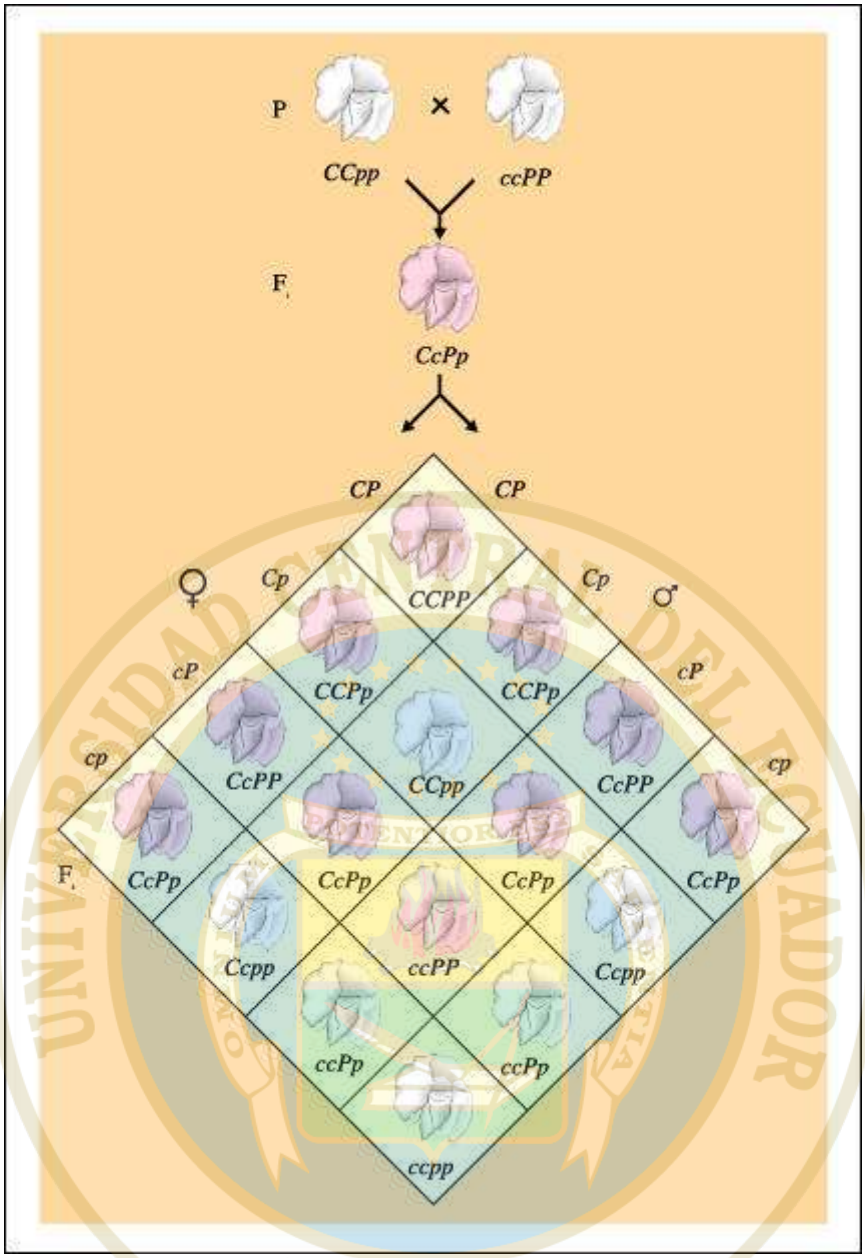
A medida que avanzaba la edad de oro de la genética, lo nuevos estudios mostraban que los patrones hereditarios no siempre son tan simples y directos. Si bien los principios mendelianos constituyen la base para predecir los resultados de cruzamientos simples, las excepciones, aunque no invalidan las leyes de Mendel, son abundantes. Ciertas interacciones entre alelos explican gran parte de estas desviaciones de los principios mendelianos. Aunque la interacción de la gran mayoría de los alelos ocurre según la modalidad dominante-recesivo, en algunos casos existe dominancia incompleta y codominancia. Además, aunque sólo dos alelos están presentes en cualquier individuo diploide, en una población de organismos un solo gen puede tener alelos múltiples, como resultado de una serie de diferentes mutaciones de ese gen. La interacción entre genes puede originar fenotipos nuevos y, en algunos casos, los genes pueden presentar epístasis, es decir, uno de ellos modificar el efecto del otro. Como resultado, se alteran las proporciones fenotípicas esperadas según las leyes de Mendel. Asimismo, un solo gen puede afectar dos o más características que aparentemente no están relacionadas; esta propiedad de un gen se conoce como pleiotropía. En muchas características, la expresión fenotípica está influida por varios genes; este fenómeno se conoce como herencia poligénica. Los rasgos con este tipo de herencia muestran variación continua y su estudio se realiza mediante curvas que describen su distribución en las poblaciones.

Cuando la expresión de un gen se altera por factores del ambiente, o por otros genes, dos resultados son posibles. En primer lugar, el grado en que se expresa un genotipo particular en el fenotipo de un individuo puede variar. A este efecto se lo denomina expresividad variable. Frecuentemente, existe gran variabilidad en la expresividad de un gen entre los miembros de una misma familia. Además, la proporción de individuos que muestran el fenotipo correspondiente a un genotipo particular puede ser menor que la esperada: en este caso se dice que el genotipo muestra penetrancia incompleta.



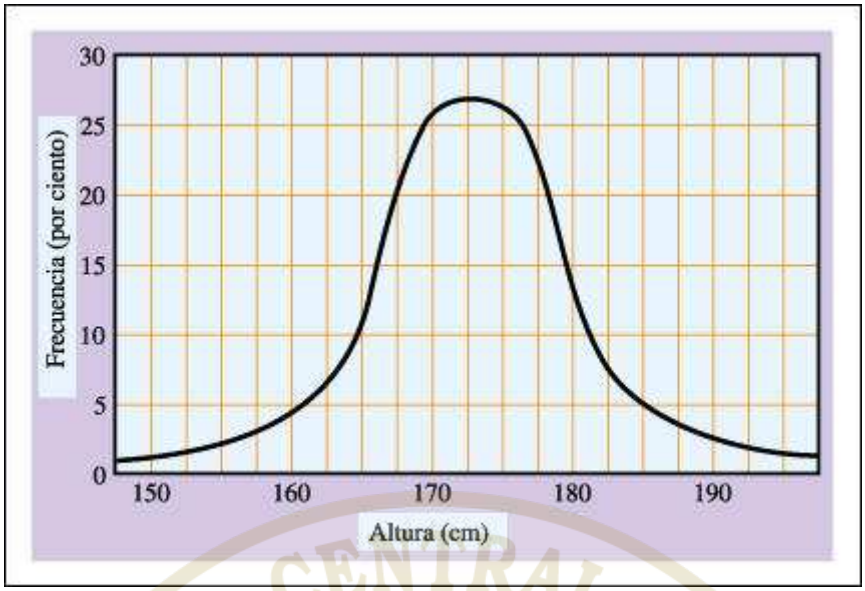
Un cruzamiento entre una planta boca de dragón con flores rojas (R1R1) y una con flores blancas (R2R2).

En este caso, ningún alelo es dominante. La flor del heterocigota presenta un fenotipo intermedio entre los dos colores.



Epístasis en arvejillas de olor.

Cuando se cruzan dos variedades diferentes de arvejillas de olor de flores blancas, todas las plantas Fl tienen flores púrpuras. En la generación F2, la relación de plantas con flores púrpuras y flores blancas es 9:7. El color púrpura se debe a la presencia de ambos alelos dominantes, P y C; el homocigota recesivo de ambos genes enmascara al otro gen o es epistático a sus efectos.



Distribución de altura de los hombres.

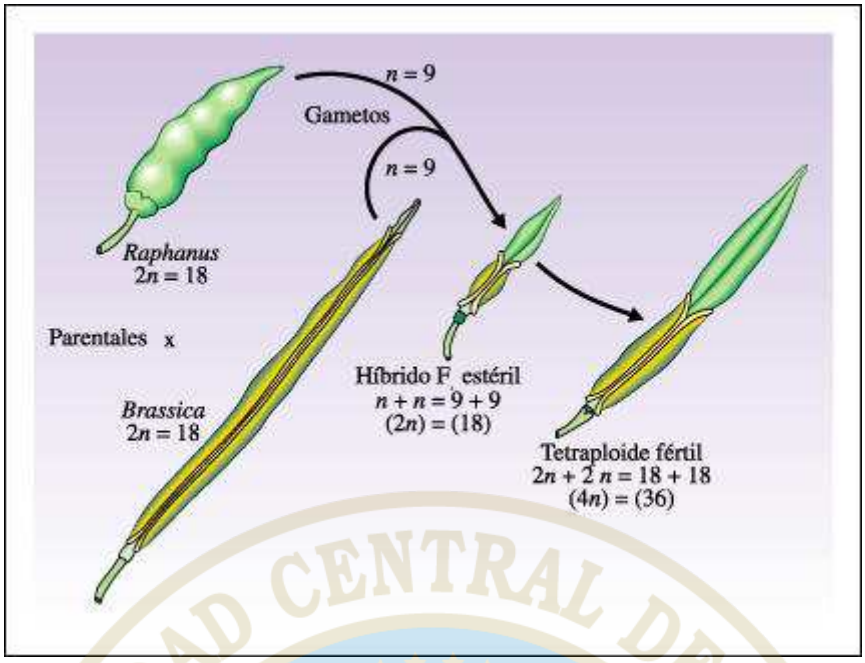
La altura es un ejemplo de herencia poligénica; es decir está afectada por varios genes. La curva de distribución de la altura tiene forma de campana, como se muestra aquí, con la media o promedio cayendo habitualmente en el centro de la curva.

Alteraciones cromosómicas

En los cromosomas pueden ocurrir cambios que afecten su número o estructura. Estos cambios se clasifican como alteraciones cromosómicas numéricas o alteraciones cromosómicas estructurales, respectivamente.

Las alteraciones numéricas pueden involucrar una dotación haploide completa o sólo algunos cromosomas y, en general, se deben a fallas en la migración de los cromosomas durante la meiosis o la mitosis. Por ejemplo, los organismos eucariotas diploides presentan células o individuos haploides aunque, frecuentemente, esto no constituye una situación anormal. Tal es el caso de los gametos y de ciertas castas de abejas y hormigas que son haploides porque proceden de huevos no fecundados. En genética vegetal, suelen obtenerse experimentalmente organismos haploides y, de este modo, se consigue que ciertas variantes recesivas se expresen siempre. Seleccionando artificialmente esas variantes, pueden construirse ejemplares resistentes a diferentes factores del medio ambiente y luego, por manipulación de la mitosis -empleando agentes que impiden la formación del huso mitótico - obtener líneas puras de diploides homocigotas, derivados de los haploides seleccionados.

Otras veces, la dotación cromosómica es superior a dos y, en este caso, los organismos son poliploides (triploides, 3n; tetraploides, 4n; pentaploides, 5n; etc.) lo que representa, a veces, una situación anormal. Sin embargo, los poliploides son muy frecuentes entre las plantas.

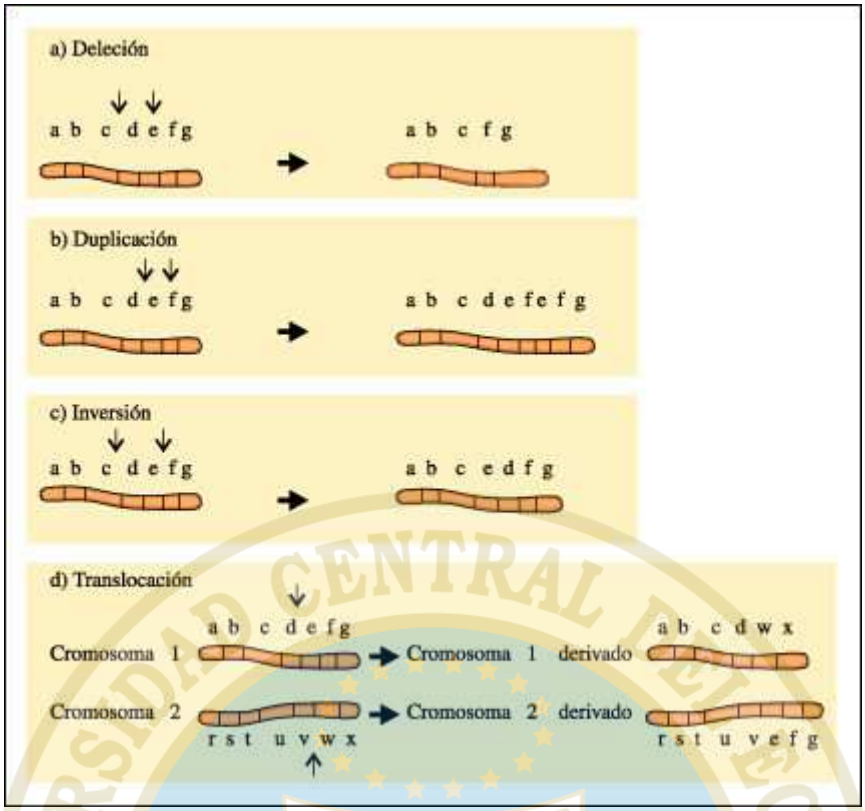


Origen del tetraploide fértil (4n = 36) entre la col, Brassica (2n = 18), y el rábano, Raphanus (2n = 18).

En otros casos, los cambios en el número de cromosomas no afectan a una dotación completa sino que involucran a uno o a unos pocos cromosomas. Por ejemplo, el síndrome de Down está caracterizado por una trisomíaen el par 21 (tres cromosomas del par 21) y el síndrome de Turner por una monosomíadel cromosoma X (el complemento sexual integrado por un solo cromosoma X).

Las alteraciones estructurales se deben a rupturas cromosómicas que ocurren dentro de un cromosoma o entre cromosomas no homólogos. Una porción de un cromosoma puede perderse y sufrir una deleción, puede duplicarse, puede ser translocada a un cromosoma no homólogo, o puede invertirse. Los estudios hechos en los cromosomas gigantes de las larvas de Drosophila suministraron la confirmación visual de estos cambios, así como la evidencia final y concluyente de que los cromosomas son los portadores de las partículas de la herencia.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
FUNDADA EN 1620
QUITO



Alteraciones cromosómicas estructurales. a) Una porción de un cromosoma puede perderse, y sufrir una deleción; b) puede duplicarse; c) puede invertirse o d) puede ser translocada a un cromosoma no homólogo.



Capítulo 14. El DNA, el código genético y su traducción

Por muchos años, la genética clásica se dedicó a estudiar los mecanismos de la herencia, a dilucidar la manera en que las unidades hereditarias pasan de una generación a la siguiente y a investigar cómo los cambios en el material hereditario se expresan en los organismos individuales. En la década de 1930, surgieron nuevas preguntas y los genetistas comenzaron a explorar la naturaleza del gen, su estructura, composición y propiedades.

A comienzos de la década de 1940, ya no quedaban dudas sobre la existencia de los genes ni sobre el hecho de que estuviesen en los cromosomas. Ciertos científicos pensaban que si se llegaba a comprender la estructura química de los cromosomas, entonces se podría llegar a comprender su funcionamiento como portadores de la información genética. Los primeros análisis químicos del material hereditario mostraron que el cromosoma eucariótico está formado por ácido

desoxirribonucleico (DNA) y proteínas, en cantidades aproximadamente iguales. Antes de conocerse cuál era, tanto el DNA como las proteínas eran buenos candidatos para ser la molécula portadora del material genético. Esta línea de pensamiento marcó el comienzo de la vasta gama de investigaciones que conocemos como genética molecular.

Ya avanzada la década de 1940, algunos investigadores llegaron a una conclusión importante: el material hereditario podía ser el ácido desoxirribonucleico (DNA).

En 1953, los científicos Watson y Crick reunieron datos provenientes de diferentes estudios acerca del DNA. Sobre el análisis de esos datos, Watson y Crick postularon un modelo para la estructura del DNA y fueron capaces de deducir que el DNA es una doble hélice, entrelazada y sumamente larga.

Una propiedad esencial del material genético es su capacidad para hacer copias exactas de sí mismo. Watson y Crick supusieron que debía haber alguna forma en que las moléculas de DNA pudiesen replicarse rápidamente y con gran precisión, de modo que les fuese posible pasar copias fieles de célula a célula y del progenitor a la descendencia, generación tras generación. Watson y Crick propusieron un mecanismo para la replicación del DNA. Dedujeron que la molécula de DNA se replica mediante un proceso semiconservativo en el que se conserva la mitad de la molécula.
El modelo de Watson y Crick mostró de qué manera se podía almacenar la información en la molécula de DNA.

A medida que avanzaban los años, en la década de 1940, los biólogos comenzaron a notar que todas las actividades bioquímicas de la célula viva dependen de ciertas proteínas diferentes y específicas, las enzimas y que incluso la síntesis de enzimas depende de enzimas. Más aun, se estaba haciendo claro que la especificidad de las diferentes enzimas es el resultado de la estructura primaria de estas proteínas, es decir, de la secuencia lineal de aminoácidos que forman la molécula y que, a su vez, determina mayormente su estructura tridimensional. Se comprobó que las proteínas tenían una participación fundamental en todos los procesos bioquímicos y esto promovió la realización de estudios posteriores. Así, se demostró cuál es la relación existe una relación entre genes y proteínas.

Como resultado de los estudios realizados para dilucidar la relación entre DNA y proteínas hubo un acuerdo general en que la molécula de DNA contiene instrucciones codificadas para las estructuras y las funciones biológicas. Además, estas instrucciones son llevadas a cabo por las proteínas, que también contienen un "lenguaje" biológico altamente específico. La cuestión entonces se convirtió en un problema de traducción: ¿de qué manera el orden de los nucleótidos en el DNA especifica la secuencia de aminoácidos en una molécula de proteína? La búsqueda de la respuesta a esta pregunta llevó a una importante conclusión: el ácido ribonucleico (RNA) era un buen candidato para desempeñar un papel en la traducción de la información.

Como se descubrió posteriormente, no hay una, sino tres clases de RNA que desempeñan funciones distintas como intermediarios en los pasos que llevan del DNA a las proteínas: el RNA mensajero (mRNA), el RNA de transferencia (tRNa) y el RNA ribosomal (rRNA).
Los científicos de muchas disciplinas se abocaron a investigaciones dedicadas a estudiar la correspondencia entre el lenguaje de nucleótidos en el DNA y el lenguaje de aminoácidos en las proteínas. Así, finalmente se dilucidó el código genético. Una vez conocido el código genético, se pudo centrar la atención en el problema de cómo la información codificada en el DNA y transcripta en el mRNA es luego

traducida a la secuencia específica de aminoácidos en las proteínas. De esta manera, se establecieron los principios básicos de la síntesis de proteínas. Estos principios son los mismos en las células eucarióticas y en las procarióticas, pero hay algunas diferencias en la localización de los procesos, además de algunos detalles.

Hace casi 90 años, De Vries definió la mutación en función de características que aparecen en el fenotipo. A la luz del conocimiento actual, la definición de mutación es algo diferente a la propuesta por de Vries: una mutación es un cambio en la secuencia o número de nucleótidos en el DNA de una célula.

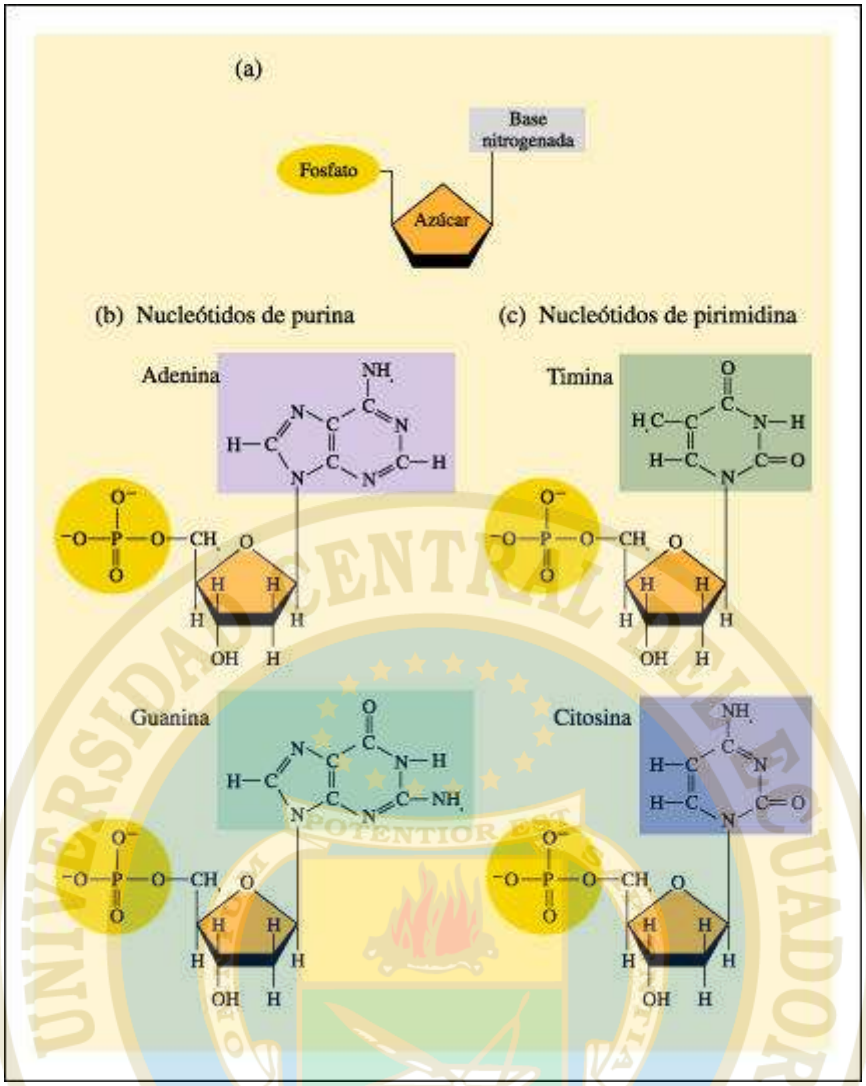
En las décadas transcurridas desde que fue descifrado el código genético, se han examinado el DNA y las proteínas de muchos organismos. La evidencia actual es abrumadora: el código genético es el mismo para virtualmente todos los seres vivos, es decir, es universal. Sin embargo, recientemente se han encontrado algunas pocas excepciones interesantes. El origen del código es el problema de la biología evolutiva que nos deja más perplejos. La maquinaria de traducción es tan compleja, tan universal y tan esencial que es difícil imaginar cómo pudo haber surgido o cómo la vida puede haber existido sin ella.

La pregunta por la química de la herencia: ¿DNA o proteínas?

Los cromosomas, al igual que todos los otros componentes de una célula viva, están formados por átomos organizados en moléculas. Ciertos científicos pensaron que resultaba imposible comprender la complejidad de la herencia basándose en la estructura de compuestos químicos "sin vida". Los primeros análisis químicos del material hereditario mostraron que el cromosoma eucariótico está formado por ácido desoxirribonucleico (DNA) y proteínas, en cantidades aproximadamente iguales. Por consiguiente, ambos eran candidatos para desempeñar el papel de material genético. Las proteínas parecían ser la elección más probable por su mayor complejidad química. Las proteínas son polímeros de aminoácidos, de los que existen 20 tipos diferentes en las células vivas. Por contraste, el DNA es un polímero formado sólo por cuatro tipos diferentes de nucleótidos.

Hasta la década de 1940, muchos biólogos teóricos se apresuraron en señalar que los aminoácidos, cuyo número era tan llamativamente cercano al número de letras de nuestro alfabeto, podían disponerse en una variedad de formas distintas; creían que los aminoácidos constituían un lenguaje, "el lenguaje de la vida", que deletreaba las instrucciones para las numerosas actividades de la célula. Muchos investigadores prominentes, en particular los que habían estudiado proteínas, creían que los genes mismos eran proteínas. Pensaban que los cromosomas contenían modelos maestros de todas las proteínas que podría necesitar la célula y que las enzimas y otras proteínas activas durante la vida celular eran copiadas de estos modelos maestros. Esta era una hipótesis lógica pero, según se vio posteriormente, errónea.

Los aminoácidos contienen un grupo amino (-NH2) y un grupo carboxilo (-COOH) unidos a un átomo de carbono central. Un átomo de hidrógeno y un grupo lateral están también unidos al mismo átomo de carbono. Esta estructura básica es idéntica en todos los aminoácidos. La "R" indica el grupo lateral, que es diferente en cada tipo de aminoácido. Los veinte aminoácidos que pueden constituir las proteínas. Como puede verse, la estructura esencial es la misma en las veinte moléculas, pero los grupos laterales difieren. Estos grupos pueden ser no polares (sin diferencia de carga entre distintas zonas del grupo), polares pero con cargas balanceadas de modo tal que el grupo lateral en conjunto es neutro, o cargados, negativa o positivamente. Los grupos laterales no polares no son solubles en agua, mientras que los grupos laterales polares y cargados son solubles en agua.



a) Un nucleótido está constituido por tres componentes diferentes: una base nitrogenada , un azúcar de cinco carbonos y un grupo fosfato. b) Los cuatro tipos de nucleótidos que se encuentran en el DNA. Cada nucleótido consiste en una de las cuatro bases nitrogenadas posibles, un azúcar desoxirribosa y un grupo fosfato.

El ácido desoxirribonucleico (DNA): el material hereditario

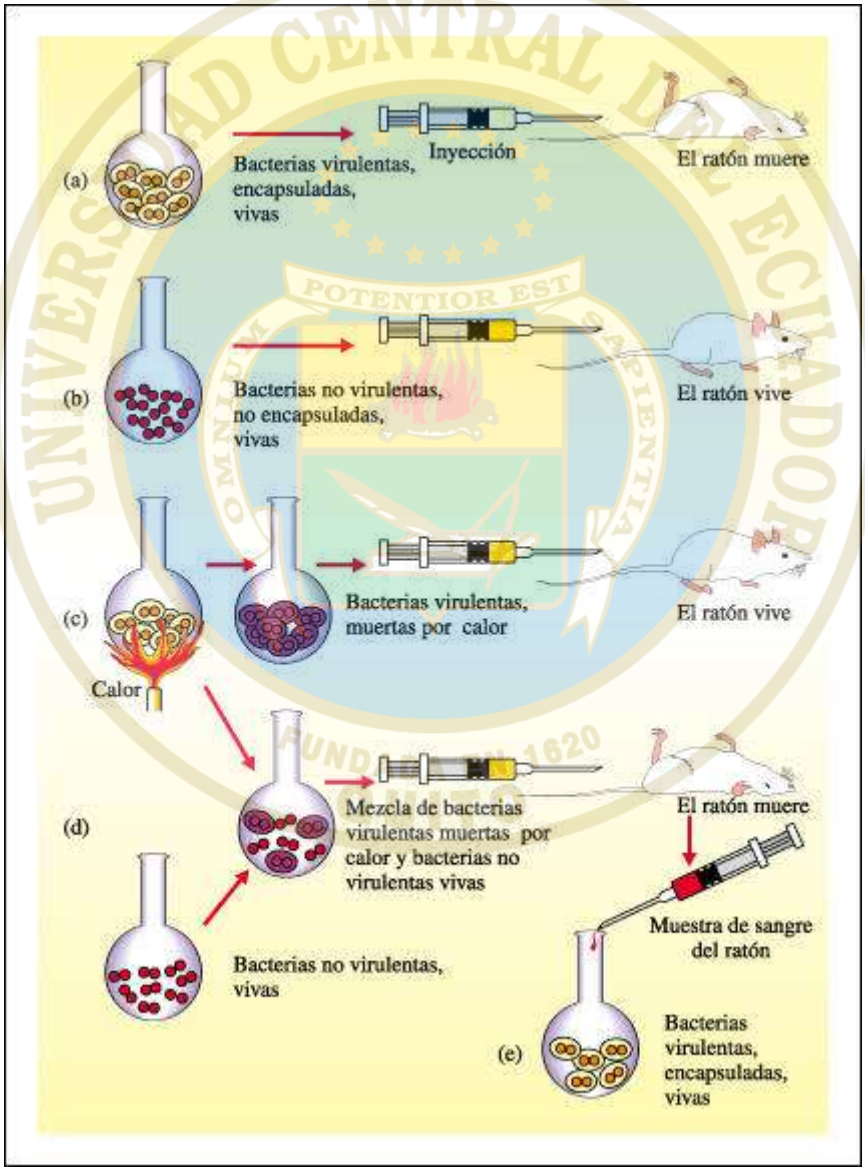
Una evidencia importante del papel del DNA como portador de la información genética, aunque no aceptada generalmente, fue aportada por Frederick Griffith, un bacteriólogo de salud pública de Inglaterra. Griffith estaba estudiando la posibilidad de desarrollar vacunas contra Streptococcus pneumoniae, un tipo de bacteria que causa una forma de neumonía. Como sabía Griffith, estas bacterias, llamadas comúnmente neumococos, poseían formas virulentas -causantes de la enfermedad- y formas no virulentas, o inocuas. Las virulentas estaban cubiertas por una cápsula de polisacáridos y las no virulentas carecían de cápsula. La producción de la cápsula y su constitución son determinadas genéticamente, es decir, son propiedades hereditarias de las bacterias.

El descubrimiento de la sustancia que puede transmitir características genéticas de una célula a otra resultó de los estudios con neumococos, las bacterias que causan la neumonía. Una cepa de estas bacterias tiene cápsulas de polisacáridos (cubiertas externas protectoras), y otra no. La capacidad para fabricar cápsulas y causar la

enfermedad es una característica heredada que pasa de una generación bacteriana a otra, cuando las células se dividen.

Griffith realizó un experimento con neumococos en el que primero (a) inyectó neumococos vivos encapsulados a ratones y éstos murieron. En este caso (b) la cepa no encapsulada no produjo infección. Si las bacterias encapsuladas eran muertas por la aplicación de calor antes de la inyección (c), tampoco producían infección. Si las bacterias encapsuladas muertas por calor se mezclaban con bacterias vivas no encapsuladas, y la mezcla se inyectaba a los ratones (d), éstos morían. Griffith tomó muestras de sangre de los ratones muertos y las analizó (e). Los resultados revelaron la existencia de neumococos encapsulados vivos.

"Algo" se había transferido de las bacterias muertas a las vivas que las dotaba de la capacidad para formar cápsulas de polisacáridos y causar neumonía. Este "algo" fue aislado; luego se encontró que era DNA.

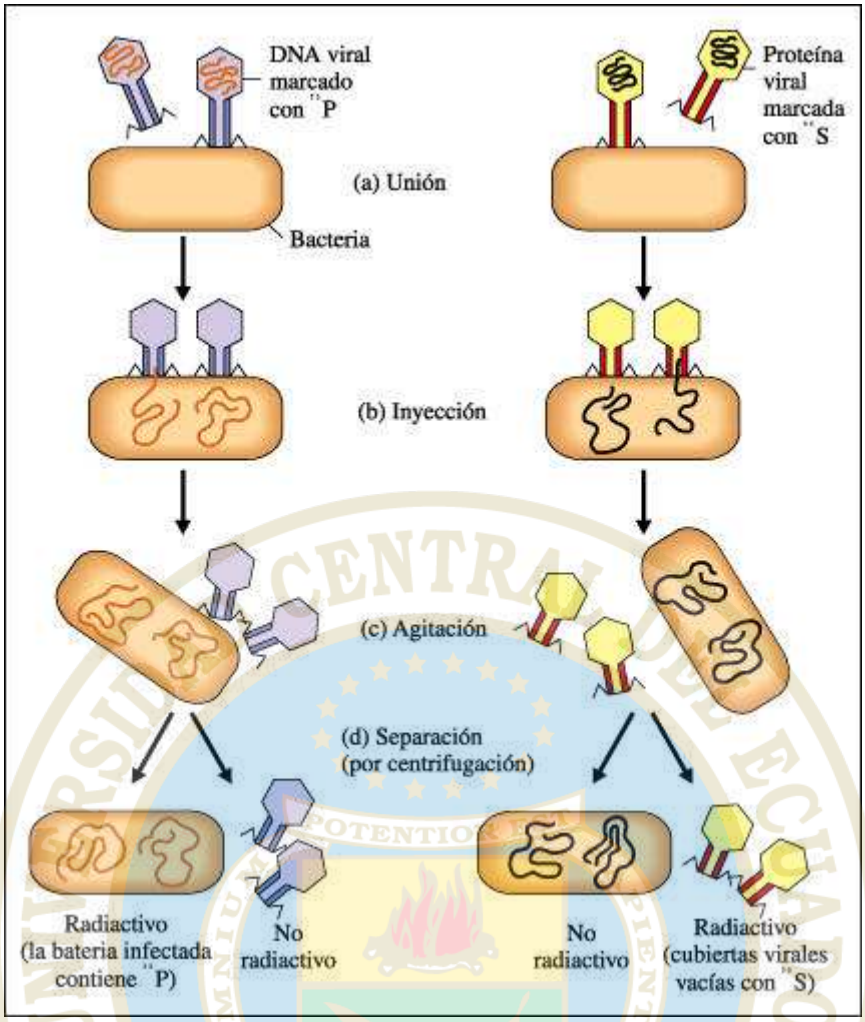


Experimento en el que se descubrió la sustancia que puede transmitir características genéticas de una célula a otra.

En 1940, los microbiólogos Max Delbrück y Salvador Luria iniciaron una serie de estudios sobre el papel del DNA usando un grupo de virus que atacan a las células bacterianas: los bacteriófagos ("comedores de bacterias") o fagos, para abreviar. Cada tipo conocido de célula bacteriana es atacado por un tipo particular de virus bacteriano y, a su vez, muchas bacterias son hospedadores de muchos tipos diferentes de virus. Veinticinco minutos después de que un solo virus infectaba una célula bacteriana, esa célula estallaba, liberando una centena o más de virus nuevos, todos copias exactas del original. Otra ventaja (que no se descubrió hasta después de comenzada la investigación) fue que este grupo de bacteriófagos tiene una forma altamente distintiva que permite identificarlos fácilmente con el microscopio electrónico.

El análisis químico de los bacteriófagos reveló que consisten sencillamente en DNA y proteína, los dos contendientes prominentes que se disputaban, en ese momento, el papel de portador del material genético. La simplicidad química del bacteriófago ofreció a los genetistas una oportunidad notable. Los genes virales, el material hereditario que dirige la síntesis de nuevos virus dentro de las células bacterianas, debían ser llevados o bien por la proteína o bien por el DNA. Si podía determinarse cuál de los dos contenía la información genética, entonces podía conocerse la identidad química del gen.

Los científicos Hershey y Chase demostraron mediante un memorable experimento que la proteína es sólo un "envase" para el DNA del bacteriófago. Es el DNA del bacteriófago el que penetra en la célula y lleva el mensaje hereditario completo de la partícula viral, dirigiendo la formación de nuevo DNA viral y de las nuevas proteínas virales.



Resumen de los experimentos de Hershey y Chase que demostraron que el DNA es el material hereditario de un virus.

a) Luego de obtener los dos tipos de virus (unos con el DNA marcado con fósforo y otros con las proteínas marcadas con azufre) los científicos infectaron cultivos de bacterias con ambos tipos de fagos marcados. Una vez infectadas (b), las células se incubaron en un agitador (c) y luego fueron centrifugadas para separarlas de cualquier material viral que permaneciera fuera de las células(d). Las dos muestras, la que contenía material extracelular y la que contenía material intracelular, se analizaron luego en busca de radiactividad. Hershey y Chase encontraron que el 35s había permanecido fuera de las células bacterianas, en las cubiertas virales vacías, y que el 32P había entrado a las células, las había infectado y había causado la producción de nueva progenie viral. Por consiguiente, se concluyó que el material genético del virus era el DNA y no la proteína.

El apoyo al papel del DNA como material genético procedió también de otros datos adicionales: 1) Casi todas las células somáticas de cualquier especie dada contienen cantidades iguales de DNA, y 2) Las proporciones de bases nitrogenadas son las mismas en el DNA de todas las células de una especie dada, pero varían en diferentes especies.

El modelo de Watson y Crick

James Watson y Francis Crick se dedicaron a examinar y constrastar todos los datos existentes acerca del DNA, y a unificarlos en una síntesis significativa.

En el momento en que Watson y Crick comenzaron sus estudios, ya había un cúmulo de abundante información.e sabía que la molécula de DNA era muy grande, también muy larga y delgada, y que estaba compuesta de nucleótidos que contenían las bases nitrogenadas adenina, guanina, timina y citosina.

Los físicos Maurice Wilkins y Rosalind Franklin habían aplicado la técnica de difracción de rayos X al estudio del DNA. Las fotografías obtenidas mostraban patrones que casi con certeza reflejaban los giros de una hélice gigante.

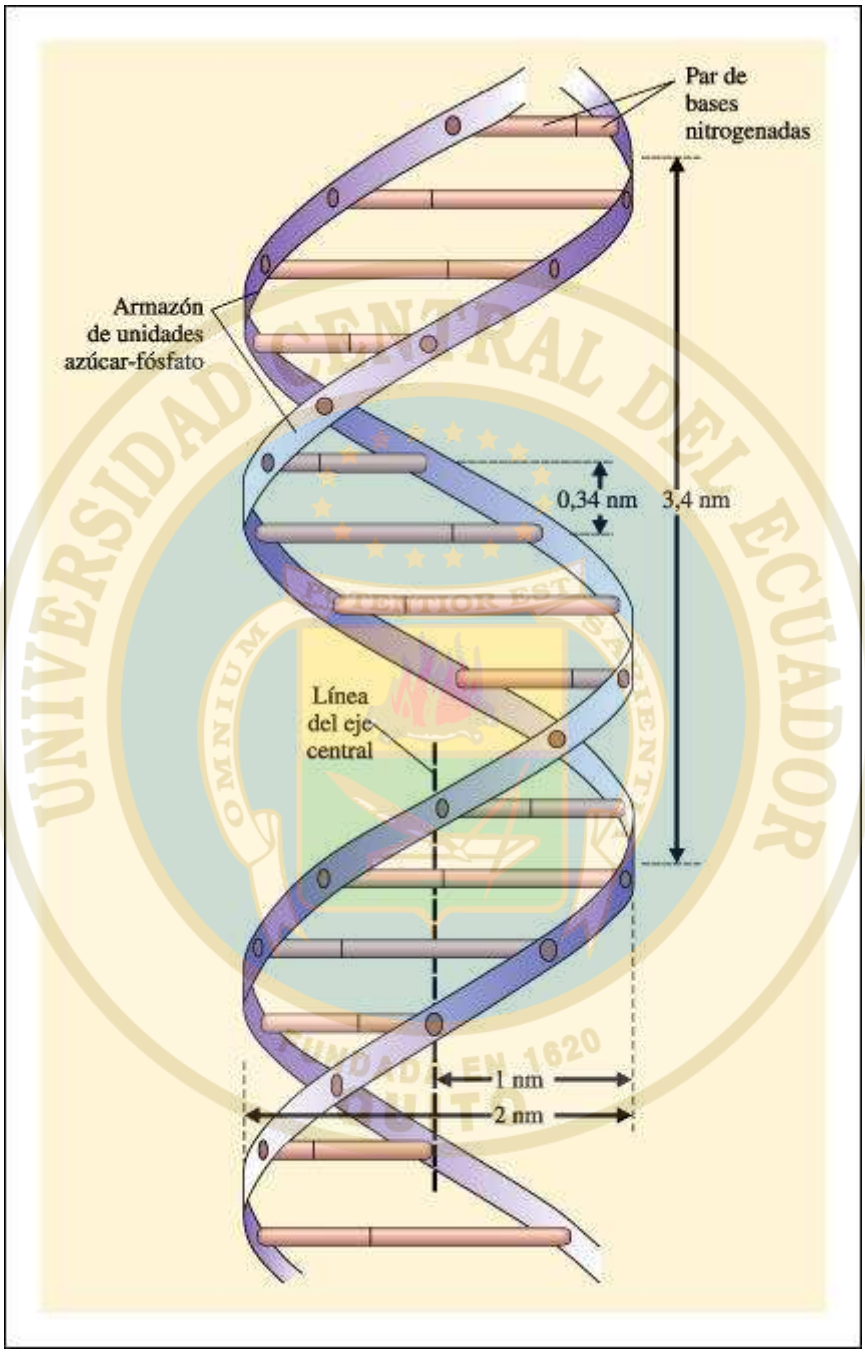
También fueron cruciales los datos que indicaban que, dentro del error experimental, la cantidad de adenina (A) es igual que la de timina (T) y que la de guanina (G) es igual que la de citosina (C): A=T y G=C.

A partir de estos datos, algunos de ellos contradictorios, Watson y Crick intentaron construir un modelo de DNA que concordara con los hechosconocidos y explicara su papel biológico. Para llevar la gran cantidad de información genética, las moléculas debían ser heterogéneas y variadas.

Reuniendo los diferentes datos, los dos científicos fueron capaces de deducir que el DNA es una doble hélice, entrelazada y sumamente larga.
Si se tomase una escalera y se la torciera para formar una hélice, manteniendo los peldaños perpendiculares, se tendría un modelo grosero de la molécula de DNA. Los dos parantes o lados de la escalera están constituidos por moléculas de azúcar y fosfato alternadas. Los peldaños perpendiculares de la escalera están formados por las bases nitrogenadas adenina, timina, guanina y citosina. Cada peldaño está formado por dos bases, y cada base está unida covalentemente a una unidad azúcar-fosfato. En la doble hélice, las bases enfrentadas se aparean y permanecen unidas por puentes de hidrógeno, esos puentes relativamente débiles que Pauling había encontrado en sus estudios sobre la estructura de las proteínas. De acuerdo con las mediciones efectuadas mediante rayos X, las bases apareadas (los peldaños de la escalera) debían ser siempre combinaciones de una purina con una pirimidina.

Cuando Watson y Crick analizaron los datos, armaron modelos reales de las moléculas usando alambre y hojalata, ensayando dónde podía encajar cada pieza en el rompecabezas tridimensional. A medida que trabajaban con los modelos, advirtieron que los nucleótidos situados en cualquiera de las cadenas de la doble hélice podían acoplarse en cualquier orden o secuencia. Dado que una molécula de DNA puede tener miles de nucleótidos de largo, es posible obtener una gran variedad de secuencias de bases diferentes, y la variedad es uno de los requisitos primarios del material genético.
Notaron también que la cadena tiene dirección: cada grupo fosfato está unido a un azúcar en la posición 5' -el quinto carbono en el anillo de azúcar- y al otro azúcar en la posición 3' -el tercer carbono en el anillo de azúcar-. Así, la cadena tiene un extremo 5' y un extremo 3'.
Sin embargo, el descubrimiento más excitante ocurrió cuando Watson y Crick comenzaron a construir la cadena complementaria. Encontraron otra restricción interesante e importante. No solamente las purinas no podrían aparearse con purinas, ni las pirimidinas con pirimidinas, sino que, a causa de las estructuras particulares de las bases, la adenina sólo podía aparearse con la timina, formando dos puentes de hidrógeno (A=T) y la guanina solamente con la citosina, formando tres puentes de hidrógeno (G=C). Las bases apareadas eran complementarias.

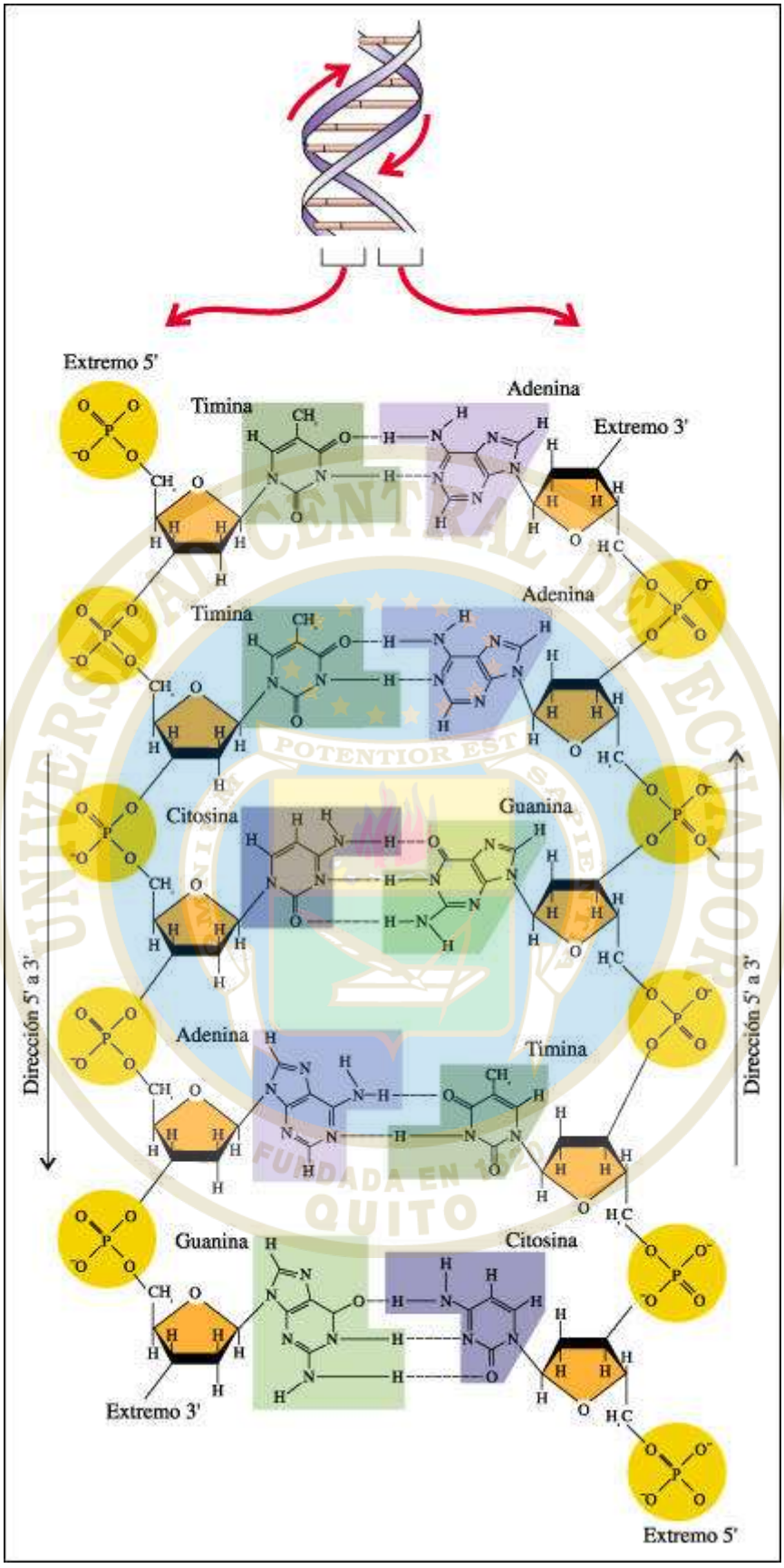
Las dos cadenas corren en direcciones opuestas, es decir, la dirección desde el extremo 5' al 3' de cada cadena es opuesta y se dice que las cadenas son antiparalelas. Aunque los nucleótidos dispuestos a lo largo de una cadena de la doble hélice pueden presentarse en cualquier orden, su secuencia determina el orden de los nucleótidos en la otra cadena. Esto es necesariamente así, porque las bases son complementarias (G con C y A con T).



La estructura de doble hélice del DNA, como fue presentada en 1953 por Watson y Crick.

El armazón de la hélice está compuesto por las unidades azúcar-fosfato de los nucleótidos. Los peldaños están formados por las cuatro bases nitrogenadas, adenina y guanina (purinas) -cada una de ellas con un anillo doble en su estructura- y timina y citosina (pirimidinas), más pequeñas, cada una con un sólo

anillo. Cada peldaño está formado por dos bases. El conocimiento de las distancias entre los átomos fue crucial para establecer la estructura de la molécula de DNA. Las distancias fueron determinadas con fotografías de difracción de rayos X del DNA, tomadas por Rosalind Franklin y Maurice Wilkins.



La estructura de doble cadena de una porción de una molécula de DNA.

En el modelo de Watson y Crick, cada nucleótido consiste en un azúcar desoxirribosa, un grupo fosfato y una base púrica o pirimídica. Nótese la secuencia repetida azúcar-fosfato-azúcar-fosfato que forma el esqueleto de la molécula. Cada grupo fosfato está unido al carbono 5' de una subunidad de azúcar y al carbono 3' de la subunidad de azúcar del nucleótido contiguo. Así, la cadena de DNA tiene un extremo 5' y un extremo 3' determinados por estos carbonos 5' y 3'. La secuencia de bases varía de una molécula de DNA a otra.Las cadenas se mantienen unidas por puentes de hidrógeno (representados aquí por guiones) entre las bases. Nótese que la adenina y la timina pueden formar dos puentes de hidrógeno, mientras que la guanina y la citosina pueden formar tres. Dados estos requerimientos de enlace, la adenina puede aparearse sólo con la timina y la guanina sólo con la citosina. Así, el orden de las bases en una cadena -TTCAG- determina el orden de las bases en la otra cadena -AAGTC. Las cadenas son antiparalelas, es decir, la dirección desde el extremo 5' a 3' de una es opuesta a la de la otra.

La replicación del DNA

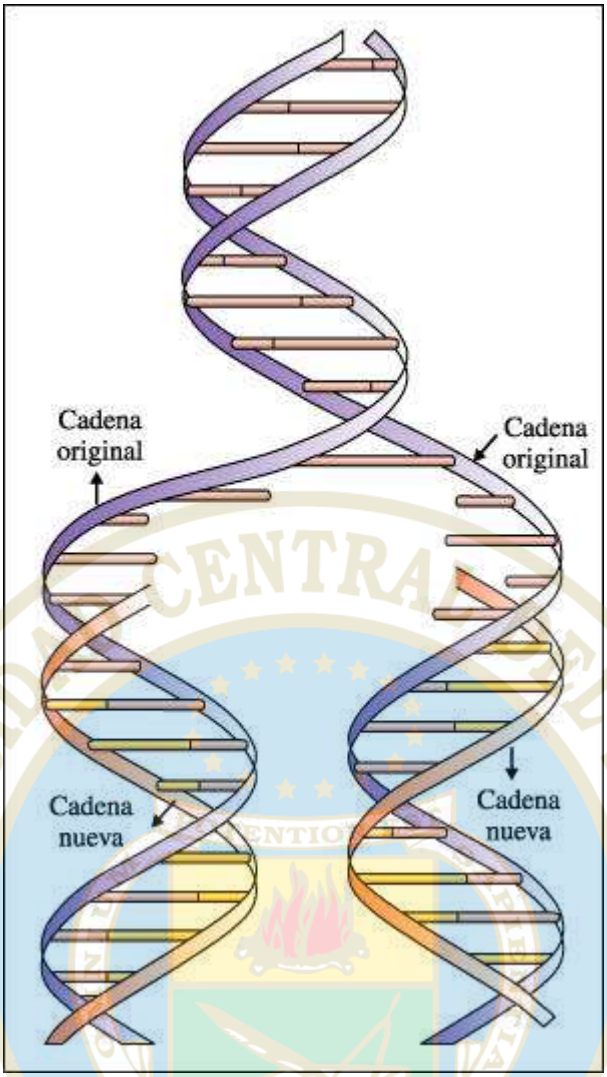
La replicación del DNA comienza en una secuencia de nucleótidos particular en el cromosoma: el origen de la replicación. Ocurre bidireccionalmente por medio de dos horquillas de replicación que se mueven en direcciones opuestas. Las enzimas helicasas desenrollan la doble hélice en cada horquilla de replicación y proteínas de unión a cadena simple estabilizan las cadenas separadas. Otras enzimas, las topoisomerasas, relajan el superenrollamiento de la hélice, ya que cortan las cadenas por delante de las horquillas de replicación y luego las vuelven a unir.

Para que pueda comenzar la replicación se necesita una secuencia de cebador de RNA -sinetizado por la enzima RNA primasa-, con sus bases correctamente apareadas con la cadena molde. La adición de nucleótidos de DNA a la cadena es catalizada por las DNA polimerasas. Estas enzimas sintetizan nuevas cadenas sólo en la dirección 5' a 3', añadiendo nucleótidos uno a uno al extremo 3' de la cadena creciente.

La replicación de la cadena adelantada es continua, pero la replicación de la cadena rezagada es discontinua. En la cadena rezagada, fragmentos de Okazaki se sintetizan en la dirección 5' a 3'. La enzima DNA ligasa une fragmentos de Okazaki contiguos. En el proceso de replicación del DNA se pierden nucleótidos en los extremos de las moléculas de DNA lineales. En algunas células eucarióticas, esta pérdida es compensada por la actividad de la enzima telomerasa.

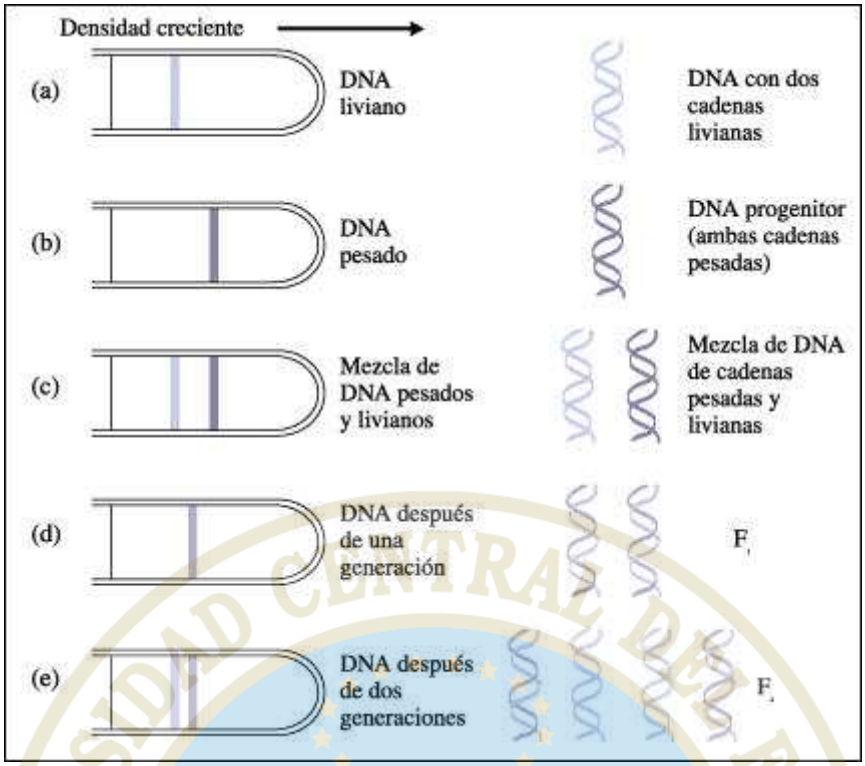
En el curso de la síntesis de DNA, la DNA polimerasa corrige los errores, retrocediendo cuando es necesario para eliminar nucleótidos que no estén correctamente apareados con la cadena molde. Otros errores en el DNA ocurren en forma independiente del proceso de replicación y son usualmente reparados por distintos mecanismos.

Los nucleótidos, antes de ser incorporados a las cadenas crecientes de DNA, se encuentran en forma de trifosfatos. La energía requerida para impulsar la replicación proviene de la eliminación de dos fosfatos "supernumerarios" y la degradación del enlace P ~ P.



Replicación de la molécula de DNA, predicha por el modelo de Watson y Crick. Las cadenas se separan al romperse los puentes de hidrógeno que mantenían unidas a las bases. Cada una de las cadenas originales sirve luego como molde para la formación de una cadena complementaria nueva con los nucleótidos disponibles en la célula.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
FUNDADA EN 1620
QUITO



El experimento de Meselson y Stahl fue realizado para determinar que el modo de replicación del DNA era semiconservativo.

Meselson y Stahl realizaron un experimento en el que comprobaron que: a) El DNA liviano normal forma una banda ubicada en un lugar preciso cuando se ultracentrifuga en un gradiente de densidad de cloruro de cesio. b) Células de E. coli cultivadas en un medio con nitrógeno pesado (15N) acumulan un DNA pesado que, al ser centrifugado en un gradiente de densidad, forma una banda separada y distinta. c) Cuando se centrifuga una mezcla de DNA pesado y liviano en un gradiente de densidad de cloruro de cesio, los dos tipos de DNA se separan en bandas distintas. d) Cuando las células que fueron cultivadas en un medio con nitrógeno pesado (15N) se multiplican durante una generación en un medio con nitrógeno liviano común (14N), el DNA de las células hijas forma una banda en el gradiente de densidad de cloruro de cesio que se localiza a mitad de camino entre las bandas de DNA pesado y DNA liviano. e) Cuando las células que contienen DNA pesado se cultivan durante dos generaciones en el medio con 14N, el DNA de las células hijas forma dos bandas en el gradiente de densidad: una banda de DNA liviano y una banda de DNA semipesado. La columna de la derecha muestra las interpretaciones de los investigadores. Como se puede ver, este experimento confirmó la hipótesis de Watson y Crick acerca de que la replicación es semiconservativa.

Las dos cadenas de la doble hélice de DNA se separan y sirven como moldes para la síntesis de nuevas cadenas complementarias. Las helicasas, enzimas que operan en las horquillas de replicación, separan las dos cadenas de la doble hélice original. Las topoisomerasas, evitan el superenrollamiento, catalizando la formación y resellado de cortes en una o ambas cadenas delante de las horquillas de replicación. Las proteínas de unión a cadena simple estabilizan las cadenas abiertas.

La DNA polimerasa cataliza la adición de nucleótidos a ambas cadenas operando sólo en dirección 5' a 3'. Para comenzar a añadir nucleótidos, esta enzima requiere la presencia de un cebador de RNA, unido por puentes de hidrógeno a la cadena

molde que es luego reemplazado por nucleótidos de DNA. El cebador de RNA es sintetizado por la RNA primasa.

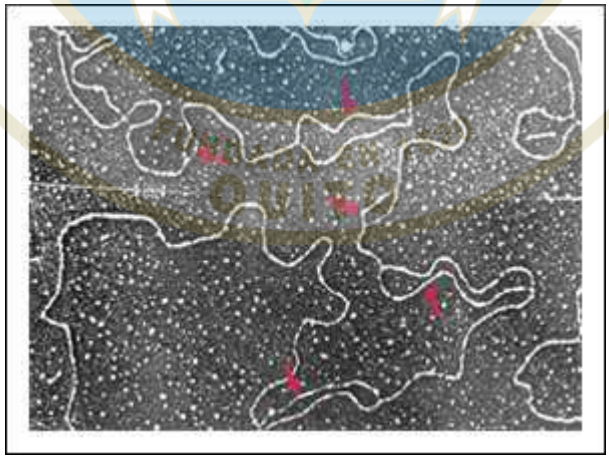
La cadena adelantada se sintetiza en la dirección 5' a 3' en forma continua. En este caso, el único cebador de RNA está situado en el origen de replicación, que no es visible en este esquema. La cadena rezagada también se sintetiza en la dirección 5' a 3', a pesar de que esta dirección es opuesta a la del movimiento de la horquilla de replicación. El problema se resuelve mediante la síntesis discontinua de una serie de fragmentos, los fragmentos de Okazaki. Cuando un fragmento de Okazaki ha crecido lo suficiente como para encontrar a un cebador de RNA por delante de él, otra DNA polimerasa reemplaza a los nucleótidos de RNA del cebador con nucleótidos de DNA. Luego, la DNA ligasa conecta cada fragmento con el fragmento contiguo recién sintetizado en la cadena.

El DNA como portador de información

El DNA de una sola célula humana que, si se extendiera en una hebra única mediría casi 2 metros de largo, puede contener una información equivalente a unas 600.000 páginas impresas de 500 palabras cada una, o a una biblioteca de aproximadamente 1.000 libros.

Sin duda, la estructura del DNA puede dar cuenta de la enorme diversidad de los seres vivos. La información se encuentra en la secuencia de bases nitrogenadas y cualquier secuencia de bases es posible. Dado que el número de pares de bases es de aproximadamente 5.000 en el virus más simple conocido, hasta una estimación de 5.000 millones en los 46 cromosomas humanos, el número de variaciones posibles es astronómico.

La replicación de los cromosomas eucarióticos se inicia en orígenes múltiples. Cada burbuja de replicación individual se extiende hasta que finalmente se encuentra con otra y ambas se unen. En esta fotomicrografía electrónica de una célula embrionaria de Drosophila melanogaster, los centros de las burbujas de replicación están indicados con flechas.



Genes y proteínas

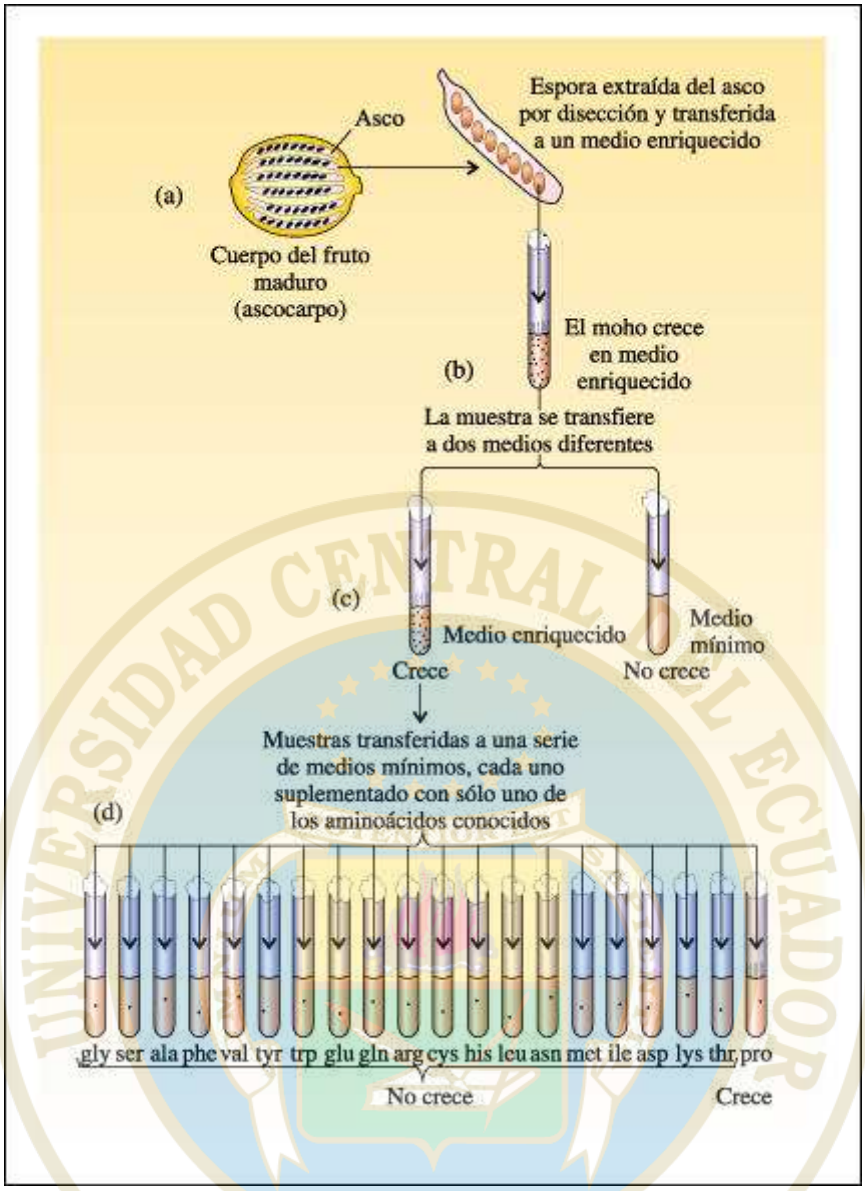
La relación entre genes y proteínas es evidente en la actualidad. Sin embargo, cuando no estaba todavía definida la relación entre ambas estructuras, se suscitaron numerosas hipótesis. Los científicos Beadle y Tatum formularon la

propuesta -por entonces osada y luego ganadora del Premio Nobel- de que un solo gen especifica una sola enzima o, en forma abreviada, "un gen-una enzima".

Beadle y Tatum realizaron experimentos en los que pudieron demostrar que un cambio en un solo gen da como resultado un cambio en una sola enzima.

El procedimiento experimental es el siguiente. a) Se extraen los ascos de los cuerpos fructíferos (ascocarpos) de Neurospora y se sacan las esporas por disección. Estas esporas provienen de cruzamientos entre cepas normales y cepas previamente sometidas a rayos X para aumentar la tasa de mutación. b) Cada espora es transferida a un medio enriquecido que contiene todo lo que la Neurospora necesita normalmente para su crecimiento, además de aminoácidos suplementarios. c) Se prueba la capacidad de un fragmento del moho para crecer en el medio mínimo. Si no se observa crecimiento en el medio mínimo, puede haber ocurrido una mutación que torna a este mutante incapaz de producir un aminoácido particular. d) Se hacen subcultivos de los mohos que crecen en el medio enriquecido, pero no en el medio mínimo. Se prueba su capacidad para crecer en medios mínimos suplementados solamente con uno de los aminoácidos.

En el ejemplo que se muestra aquí, un moho que ha perdido la capacidad para sintetizar el aminoácido prolina es incapaz de sobrevivir en un medio que carece de este aminoácido. Luego se hacen pruebas para descubrir qué paso enzimático de la síntesis de la prolina fue bloqueado.



Procedimiento por el cual Beadle y Tatum analizaron los mutantes de Neurospora

Sin embargo, esto resultó ser una sobresimplificación porque, aunque las enzimas son en verdad proteínas, no todas las proteínas son enzimas. Algunas proteínas, por ejemplo, son hormonas, como la insulina, y otras tienen función estructural, como el colágeno. Como estas proteínas también son especificadas por genes, se extendió el concepto original, pero no se modificó, en principio. "Un gen-una enzima", fue simplemente corregido a "un gen-una proteína". Posteriormente, al saberse que muchas proteínas están formadas por más de una cadena polipeptídica, el concepto se modificó una vez más al menos impactante, pero más preciso, "un gen-una cadena polipeptídica". Más tarde, este concepto también debió ser corregido.

Del DNA a la proteína: el papel del RNA

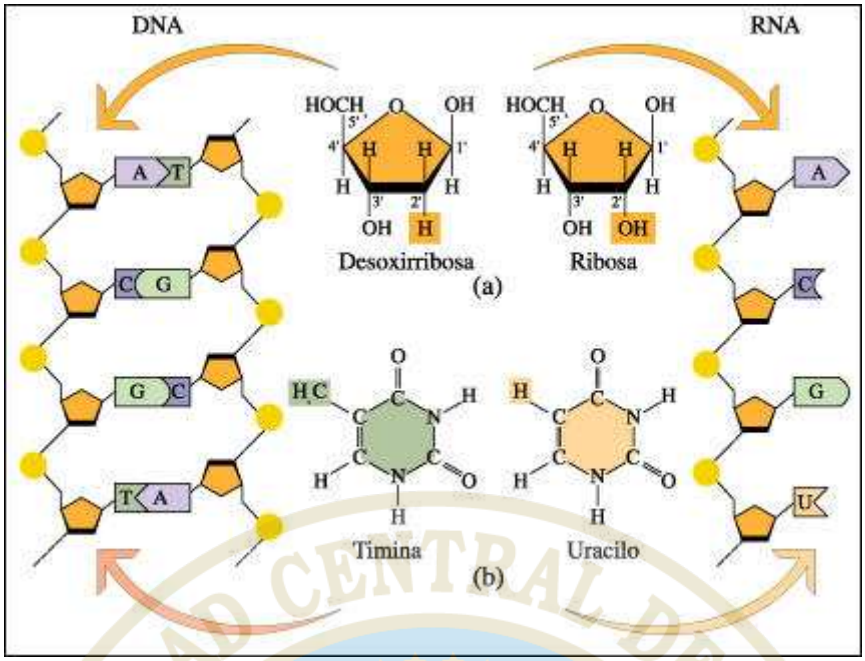
Las moléculas de mRNA son largas copias (o transcriptos) de secuencias de DNA -de 500 a 10.000 nucleótidos- y de cadena simple pero, a diferencia de las moléculas de DNA, las de RNA se encuentran en su mayoría como moléculas de cadena única. Cada nueva molécula de mRNA se copia -o transcribe- de una de las

dos cadenas de DNA (la cadena molde) según el mismo principio de apareamiento de bases que gobierna la replicación del DNA. A1 igual que una cadena de DNA, cada molécula de RNA tiene un extremo 5' y un extremo 3'. Como en la síntesis del DNA, los ribonucleótidos, que están presentes en la célula como trifosfatos, se añaden uno por vez al extremo 3' de la cadena en crecimiento de RNA. El proceso, conocido como transcripción, es catalizado por la enzima RNA polimerasa. Esta enzima opera de la misma forma que la DNA polimerasa, moviéndose en dirección 3' a 5' a lo largo de la cadena molde de DNA, sintetizando una nueva cadena complementaria de nucleótidos -en este caso de ribonucleótidos- en la dirección 5' a 3'. Así, la cadena de mRNA es antiparalela a la cadena molde de DNA de la cual es transcripta.

La RNA polimerasa, a diferencia de la DNA polimerasa, no requiere cebador para comenzar la síntesis de RNA, ya que es capaz de iniciar una nueva cadena uniendo dos ribonucleótidos. En procariotas, hay un único tipo de RNA polimerasa que, en realidad, es un gran complejo multienzimático asociado con varias proteínas que participan en diferentes momentos de la transcripción. Cuando va a iniciar la transcripción, la RNA polimerasa se une al DNA en una secuencia específica denominada secuencia promotora o promotor; abre la doble hélice en una pequeña región y, así, quedan expuestos los nucleótidos de una secuencia corta de DNA. Luego, la enzima va añadiendo ribonucleótidos, moviéndose a lo largo de la cadena molde, desenrollando la hélice y exponiendo así nuevas regiones con las que se aparearán los ribonucleótidos complementarios. El proceso de elongación de la nueva cadena de mRNA continúa hasta que la enzima encuentra otra secuencia especial en el transcripto naciente, la señal de terminación. En este momento, la polimerasa se detiene y libera a la cadena de DNA molde y a la recién sintetizada cadena de mRNA.

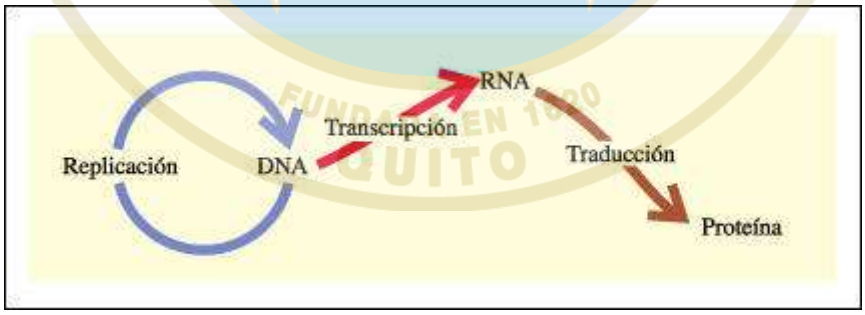
El proceso de transcripción del mRNA descripto para procariotas es similar en eucariotas, aunque presenta algunas diferencias importantes. Entre ellas, se puede mencionar que, si bien en procariotas las moléculas de mRNA se producen directamente por transcripción del DNA, en eucariotas superiores, la mayor parte de los transcriptos sufren un procesamiento posterior a la transcripción -llamado splicing del RNA- antes de dejar el núcleo e ingresar al citoplasma.

El RNA mensajero transcripto a partir del DNA es, entonces, la copia activa de la información genética. Incorporando las instrucciones codificadas en el DNA, el mRNA dicta la secuencia de aminoácidos en las proteínas.



Diferencias entre el RNA y el DNA

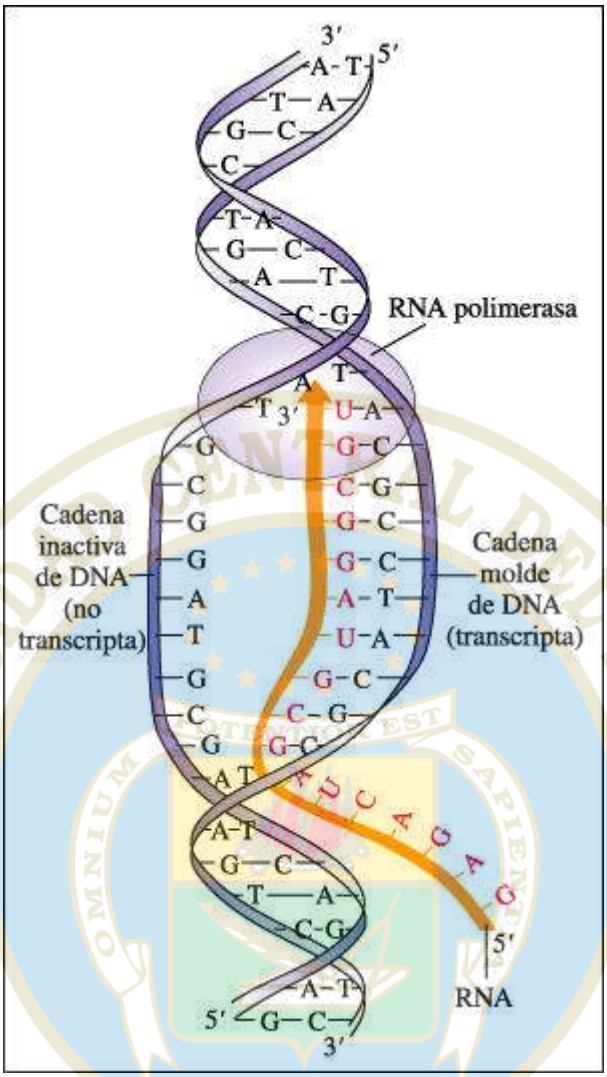
Químicamente, el RNA es muy semejante al DNA, pero hay dos diferencias en sus nucleótidos. a) Una diferencia es el azúcar que lo compone. En lugar de desoxirribosa, el RNA contiene ribosa, en la cual el grupo hidroxilo reemplaza a un hidrógeno en el carbono 2'. b) La otra diferencia es que, en lugar de timina, el RNA contiene una pirimidina íntimamente relacionada con ésta, el uracilo (U). El uracilo, al igual que la timina, se aparea sólo con la adenina. Una tercera y muy importante diferencia entre los dos ácidos nucleicos es que, en la mayoría de los casos, el RNA se encuentra como cadena simple y no forma una estructura helicoidal regular como el DNA. A pesar de esto, como veremos más adelante, algunas moléculas de RNA presentan estructura secundaria, es decir, ciertas zonas de la molécula pueden formar bucles o encontrarse como doble cadena, por apareamiento de bases dentro de la misma molécula.



El "dogma" central de la genética molecular

El "dogma" central de la genética molecular: "La información fluye del DNA al RNA y de éste a las proteínas". La replicación del DNA ocurre sólo una vez en cada ciclo celular, durante la fase S previa a la mitosis o a la meiosis. La transcripción y la traducción, sin embargo, ocurren repetidamente a través de toda la interfase del ciclo celular. Nótese que, según este dogma, los procesos ocurren en una sola dirección. Una diversidad de experimentos han demostrado que se cumple, salvo algunas pocas excepciones. La principal excepción al dogma central es un proceso llamado transcripción inversa, en el cual la información codificada por ciertos virus

que contienen RNA se transcribe a DNA por la acción de la enzima transcriptasa inversa.



Representación esquemática de la transcripción del RNA.

En el punto de unión de la enzima RNA polimerasa, la doble hélice de DNA se abre y, a medida que la RNA polimerasa se mueve a lo largo de la molécula de DNA, se separan las dos cadenas de la molécula. Los ribonucleótidos, que constituyen los bloques estructurales, se ensamblan en la dirección 5' a 3' a medida que la enzima lee la cadena molde de DNA en la dirección 3' a 5'. Nótese que la cadena de RNA recién sintetizada es complementaria, no idéntica, a la cadena molde a partir de la cual se transcribe; su secuencia, sin embargo, es idéntica a la cadena inactiva de DNA (no transcripta), excepto en lo que respecta al reemplazo de timina (T) por uracilo (U). El RNA recién sintetizado se separa de la cadena molde de DNA.

Código genético

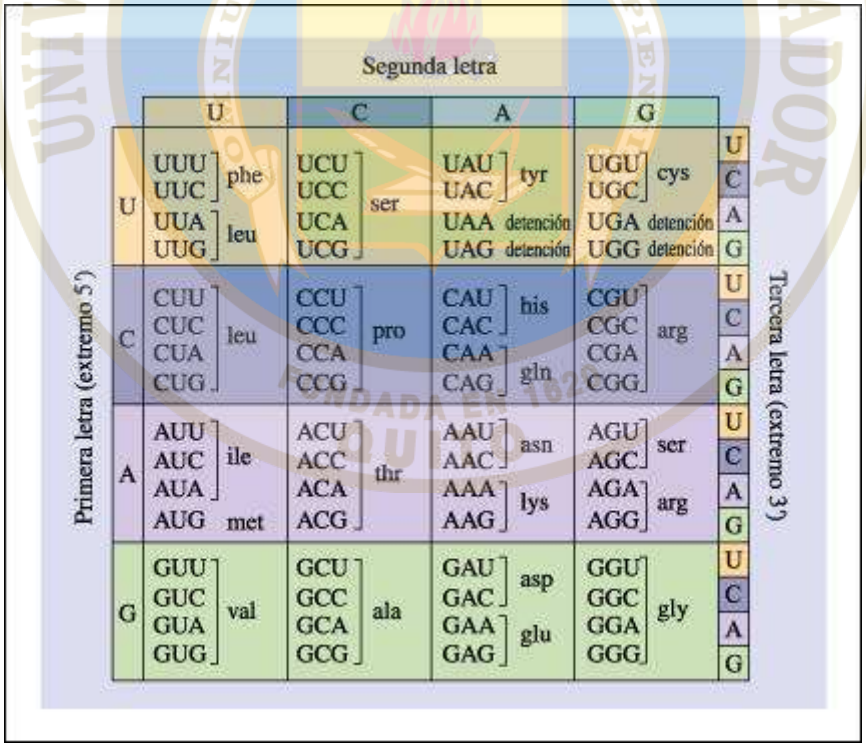
El código genético consiste en el sistema de tripletes de nucleótidos en el RNA -copiado a partir de DNA- que especifica el orden de los aminoácidos en una proteína.

Las proteínas contienen 20 aminoácidos diferentes, pero el DNA y el RNA contienen, cada uno, sólo cuatro nucleótidos diferentes. Si un solo nucleótido "codificara" un aminoácido, entonces sólo cuatro aminoácidos podían ser especificados por las cuatro bases nitrogenadas. Si dos nucleótidos especificaran un aminoácido, entonces podría haber, usando todos los arreglos posibles, un número máximo de 4 x 4, o sea 16 aminoácidos, lo cual es insuficiente para codificar los veinte aminoácidos. Por lo tanto, por lo menos tres nucleótidos en secuencia deben especificar cada aminoácido. Esto resulta en 4 x 4 x 4, o sea, 64 combinaciones posibles -los codones §- lo cual, claramente, es más que suficiente.

El código de tres nucleótidos, o código de tripletes, fue ampliamente adoptado como hipótesis de trabajo. Sin embargo, su existencia no fue realmente demostrada hasta que el código fue finalmente descifrado, una década después que Watson y Crick presentaran por primera vez su modelo de la estructura del DNA.

El código genético consiste en 64 combinaciones de tripletes (codones) y sus aminoácidos correspondientes. Los codones que se muestran aquí son los que puede presentar la molécula de mRNA. De los 64 codones, 6l especifican aminoácidos particulares. Los otros 3 codones son señales de detención, que determinan la finalización de la cadena. Dado que los 61 tripletes codifican para 20 aminoácidos, hay "sinónimos" como, por ejemplo, los 6 codones diferentes para la leucina.

La mayoría de los sinónimos, como se puede ver, difieren solamente en el tercer nucleótido. Sin embargo, la afirmación inversa no es válida: cada codón especifica solamente un aminoácido.



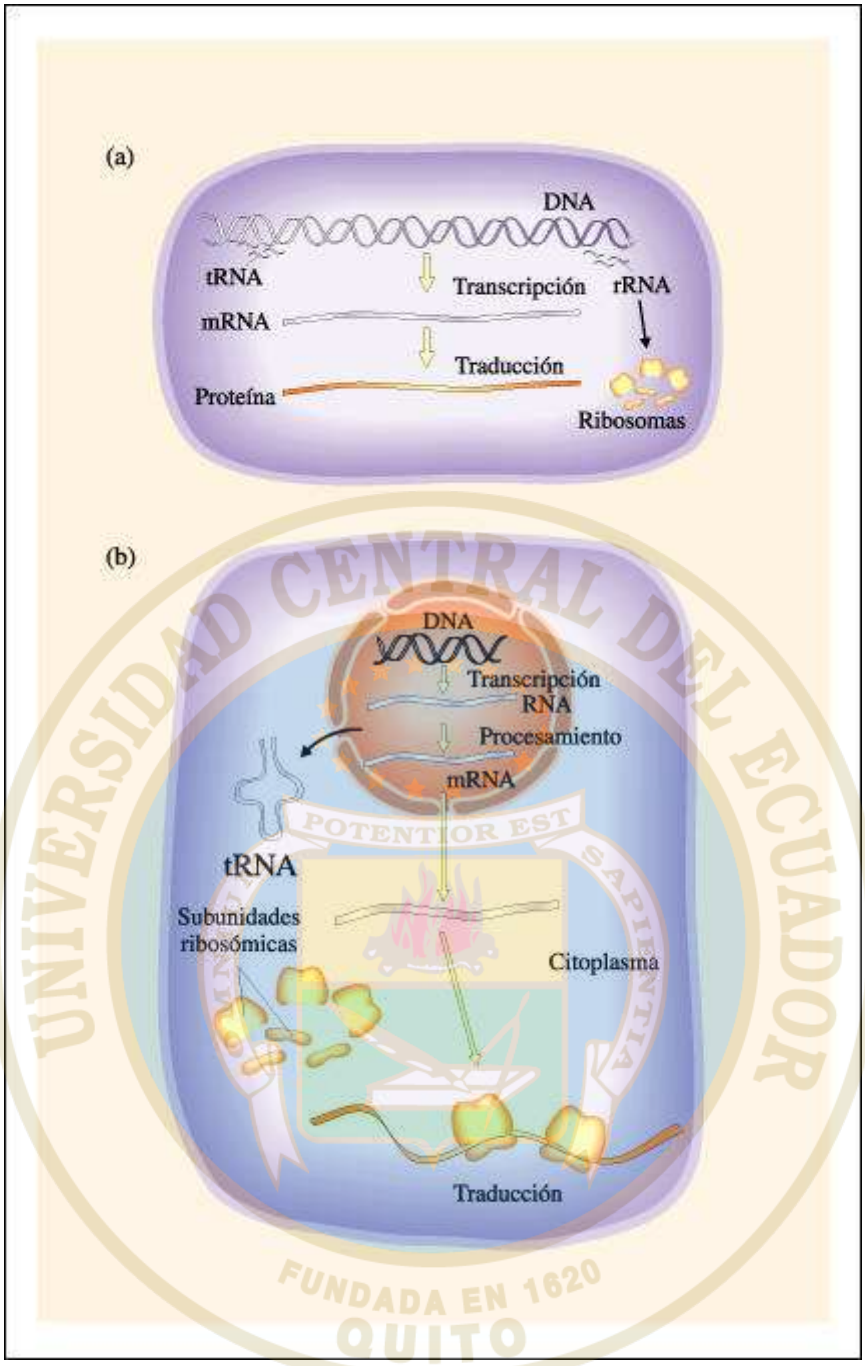
El código genético consiste en 64 combinaciones de tripletes (codones) y sus aminoácidos correspondientes.

La síntesis de proteínas o traducción

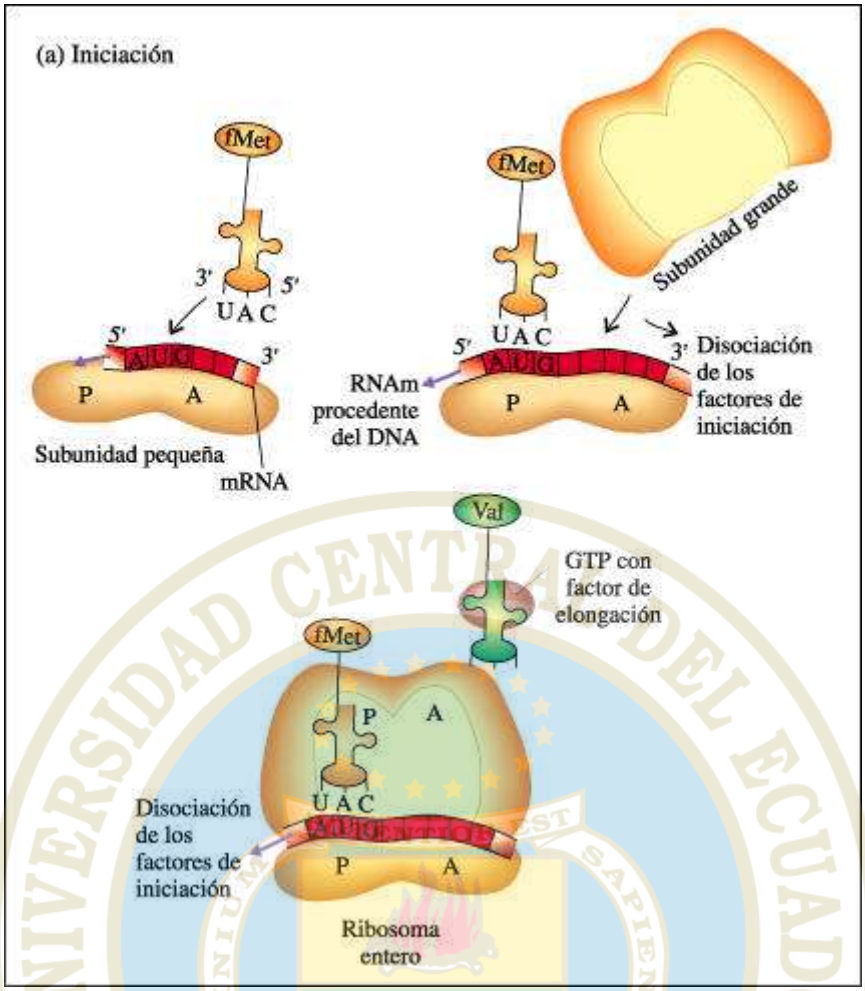
La síntesis de proteínas ocurre en los ribosomas que consisten en dos subunidades, una grande y una pequeña, cada una formada por rRNA y proteínas específicas. Para la síntesis de proteínas, también se requiere de moléculas de tRNA, que están plegadas en una estructura secundaria con forma de hoja de trébol. Estas moléculas pequeñas pueden llevar un aminoácido en un extremo y tienen un triplete de bases, el anticodón, en un asa central, en el extremo opuesto de la molécula. La molécula de tRNA es el adaptador que aparea el aminoácido correcto con cada codón de mRNA durante la síntesis de proteínas. Hay al menos un tipo de molécula de tRNA para cada tipo de aminoácido presente en las células. Las enzimas conocidas como aminoacil-tRNA sintetasas catalizan la unión de cada aminoácido a su molécula de tRNA específica.

En E. coli y otros procariotas, aun cuando el extremo 3' de una cadena de mRNA está siendo transcripto, se están uniendo ribosomas cerca de su extremo 5'. En el lugar donde la cadena de mRNA está en contacto con un ribosoma, se unen tRNAs temporalmente a la cadena de mRNA. Esta unión ocurre por apareamiento de bases complementarias entre el codón de mRNA y el anticodón de tRNA. Cada molécula de tRNA lleva el aminoácido específico requerido por el codón de mRNA, al cual se une el tRNA. Así, siguiendo la secuencia dictada originalmente por el DNA, las unidades de aminoácidos son alineadas una tras otra y, a medida que se forman los enlaces peptídicos entre ellas, se unen en una cadena polipeptídica.

Esquema general del flujo de información en procariotas y eucariotas: a) En procariotas, el RNA se transcribe a partir de una molécula de DNA circular y, a medida que ocurre la transcripción, se produce la traducción en el mismo compartimiento. b) En eucariotas, la transcripción ocurre en el núcleo y el RNA, luego de sufrir un procesamiento, se dirige al citoplasma donde se produce la síntesis de proteínas. Como se vio en el capítulo 5, algunas proteínas son sintetizadas en los ribosomas libres y otras en los que están adheridos al retículo endoplásmico.

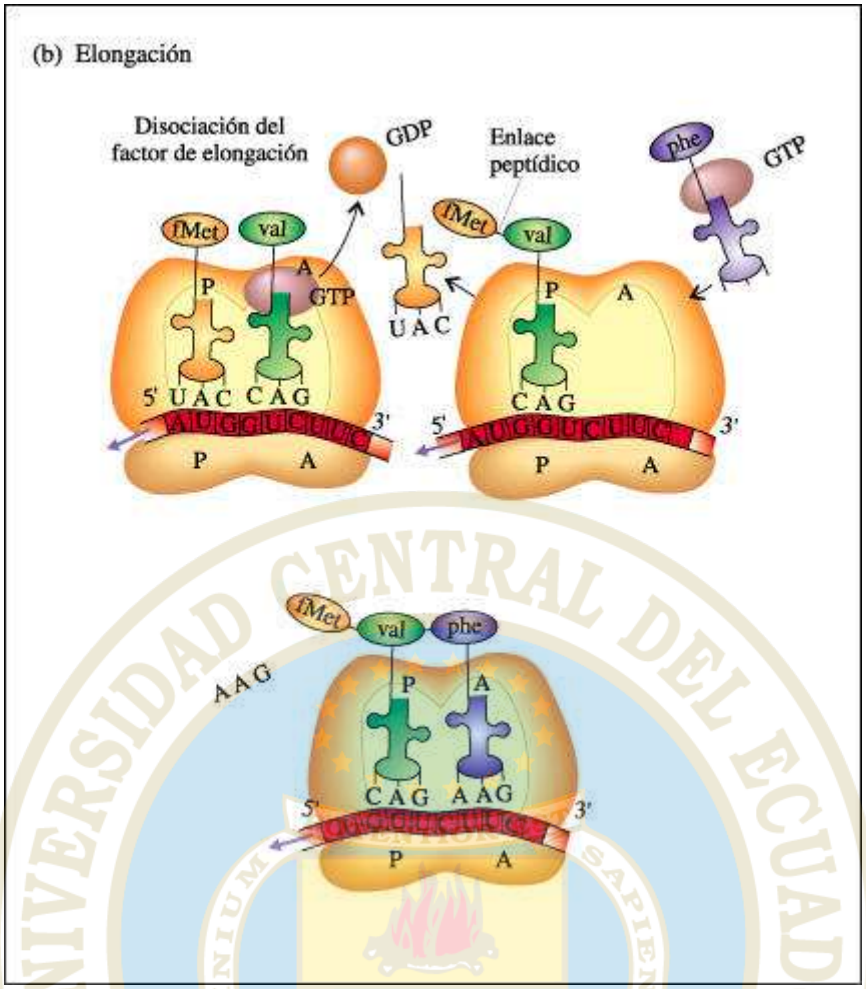


Esquema general del flujo de información en procariotas y eucariotas.



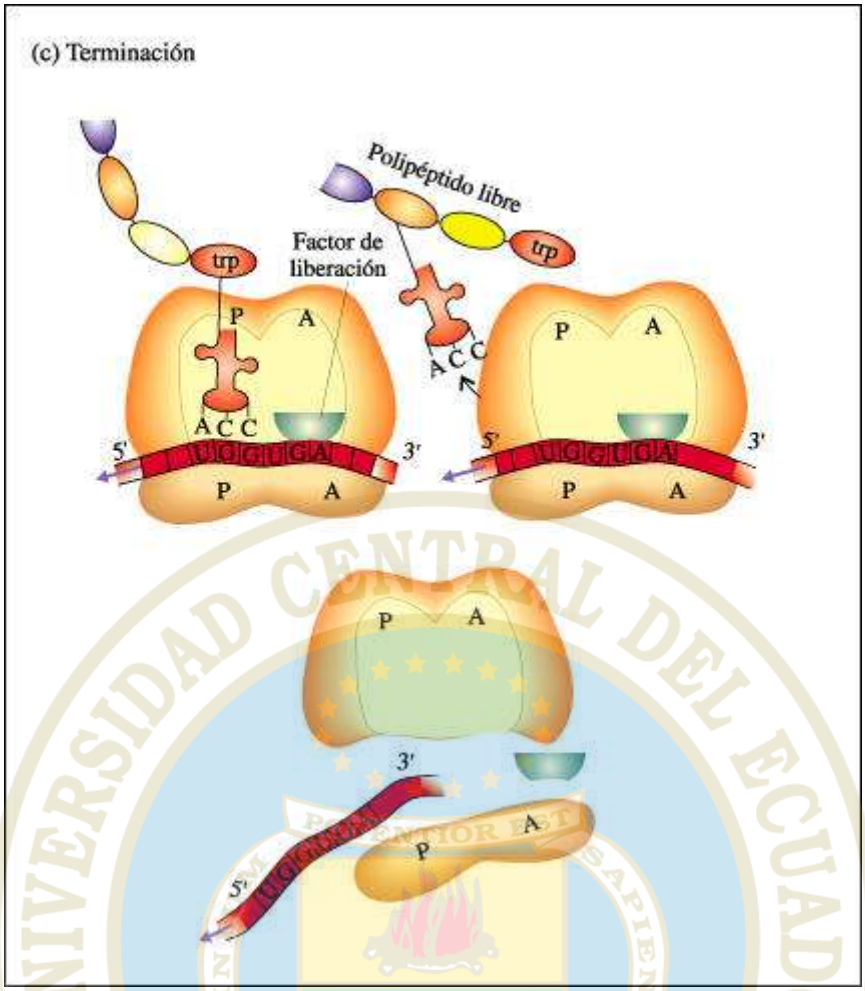
Tres etapas en la síntesis de proteínas en procariotas. a) Iniciación

La síntesis de proteínas ocurre en varias etapas: a) Iniciación. La subunidad ribosómica más pequeña se une al extremo 5' de una molécula de mRNA. La primera molécula de tRNA, que lleva el aminoácido modificado fMet, se acopla con el codón iniciador AUG de la molécula de mRNA. La subunidad ribosómica más grande se ubica en su lugar, el complejo tRNA-fMet ocupa el sitio P (peptídico). El sitio A (aminoacil) está vacante. El complejo de iniciación está completo ahora.



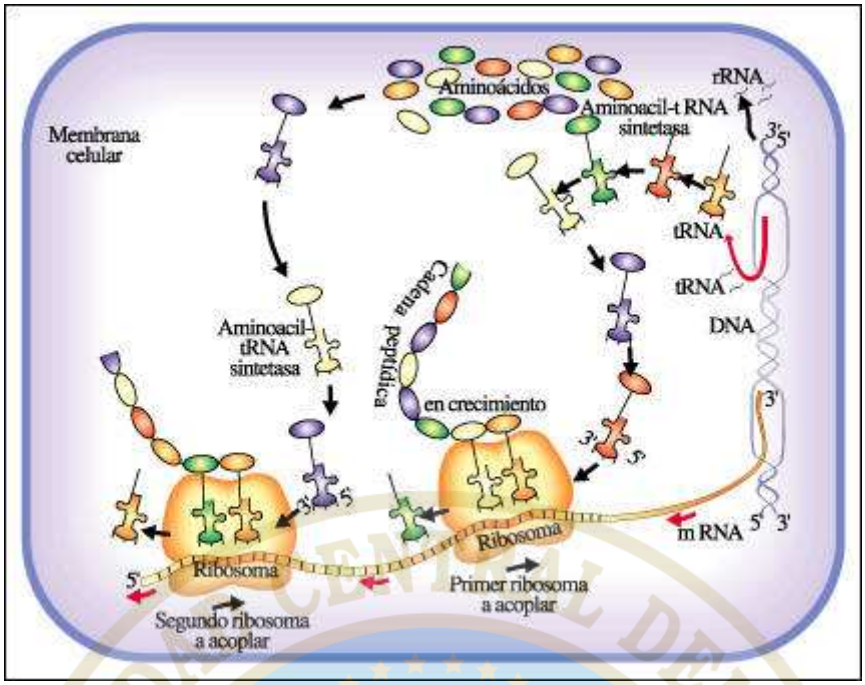
b) Elongación.

Un segundo tRNA, con su aminoácido unido, se coloca en el sitio A y su anticodón se acopla con el mRNA. Se forma un enlace peptídico entre los dos aminoácidos reunidos en el ribosoma. Al mismo tiempo, se rompe el enlace entre el primer aminoácido y su tRNA. El ribosoma se mueve a lo largo de la cadena de mRNA en una dirección 5' a 3', y el segundo tRNA, con el dipéptido unido, se mueve desde el sitio A al sitio P, a medida que el primer tRNA se desprende del ribosoma. Un tercer aminoacil-tRNA se coloca en el sitio A y se forma otro enlace peptídico. La cadena peptídica naciente siempre está unida al tRNA que se está moviendo del sitio A al sitio P y el tRNA entrante que lleva el siguiente aminoácido siempre ocupa el sitio A. Este paso se repite una y otra vez hasta que se completa el polipéptido.



c) Terminación.

Cuando el ribosoma alcanza un codón de terminación (en este ejemplo UGA), el polipéptido se escinde del último tRNA y el tRNA se desprende del sitio P. El sitio A es ocupado por un factor de liberación que produce la disociación de las dos subunidades del ribosoma.



Resumen general de la síntesis de proteínas en una bacteria.

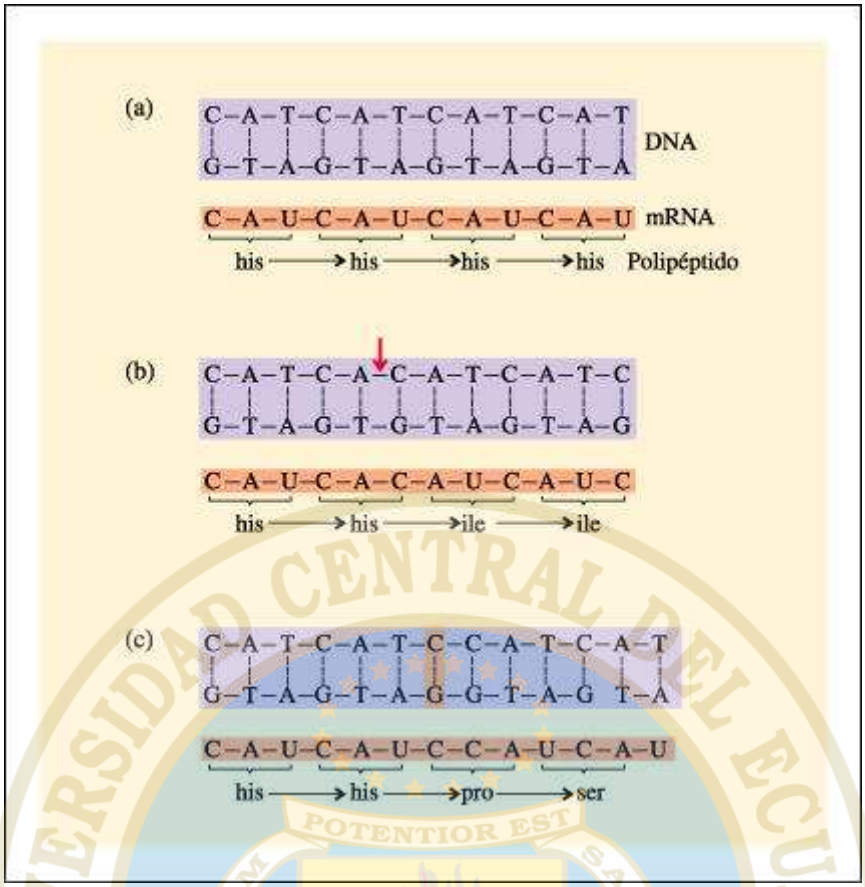
A partir del DNA cromosómico se transcriben: diferentes moléculas de rRNA que, combinadas con proteínas específicas, forman los ribosomas; los diferentes tipos de moléculas de tRNA correspondientes a los distintos aminoácidos y los mRNA, que llevan la información para la secuencia de aminoácidos de las proteínas. Cuando un mRNA se une a la subunidad menor del ribosoma, comienza el proceso de síntesis de proteínas, que se describe en detalle en el texto.

Redefinición de las mutaciones

En la actualidad, las mutaciones se definen como cambios en la secuencia o en el número de nucleótidos en el ácido nucleico de una célula o de un organismo. Las mutaciones de punto pueden ocurrir en forma de sustituciones de un nucleótido por otro, deleciones o adiciones de nucleótidos. Las mutaciones que ocurren en los gametos -o en las células que originan gametos- se transmiten a generaciones futuras. Las mutaciones que ocurren en las células somáticas sólo se transmiten a las células hijas que se originan por mitosis y citocinesis.

Otros cambios en la secuencia de aminoácidos de una proteína pueden ser resultado de la deleción o la adición de nucleótidos dentro de un gen. Cuando esto ocurre, el marco de lectura del gen puede desplazarse. Esto, en general, da como resultado la síntesis de una proteína completamente nueva. Los "corrimientos del marco de lectura" casi invariablemente llevan a proteínas defectuosas.

La deleción o la adición de nucleótidos dentro de un gen lleva a cambios en la proteína producida. La molécula de DNA original, el mRNA transcripto a partir de ella y el polipéptido resultante se muestran en a). En b) vemos el efecto de la deleción de un par de nucleótidos (T-A), en donde indica la flecha. El marco de lectura del gen se altera y aparece una secuencia diferente de aminoácidos en el polipéptido. En c), la adición de un par de nucleótidos (C-G en rosa) da como resultado un cambio semejante.



La deleción o la adición de nucleótidos dentro de un gen lleva a cambios en la proteína producida.

Origen y universalidad del código genético

El código genético es universal. Sin embargo, existen excepciones. En algunos casos, un codón de terminación pasa a ser usado para codificar un aminoácido; en otros casos, un codón es reasignado a un aminoácido diferente del original.

Ejemplos del primer caso se han observado en la bacteria Mycoplasma, en el ciliado Paramecium y en las mitocondrias de varios organismos.

Ejemplos del segundo caso han sido encontrados en las mitocondrias y en el núcleo de varias especies de levaduras.
De todas maneras, aunque existen desviaciones del código universal, éstas son sólo variaciones menores. La casi universalidad del código indica un origen único. Si bien las variaciones ocasionales muestran que las asignaciones de codones pueden cambiar, estos cambios ocurren muy raramente; aunque en la evolución temprana del código, estos cambios podrían haber sido más frecuentes.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
FUNDADA EN 1620
QUITO

Capítulo 15. La genética molecular de los procariotas y de los virus bacterianos

La información genética esencial de los procariotas, de los cuales la bacteria E. coli es el ejemplo mejor estudiado, está codificada en una molécula circular de DNA de doble cadena asociada con una pequeña cantidad de RNA y proteínas no histónicas. Se encuentra empaquetada en la región nucleoide en la célula bacteriana.

En el curso de su larga historia evolutiva, E. coli y otros procariotas han desarrollado procedimientos que les permiten utilizar al máximo los nutrientesdestinados al crecimiento celular. No producen todas las proteínas posibles al mismo tiempo, sino sólo cuando se necesitan y en las cantidades necesarias. En los procariotas la regulación de la síntesis de proteínas tiene lugar principalmente a nivel de la transcripción aunque teóricamente podría ocurrir en muchos puntos del proceso biosintético. La regulación implica interacciones entre el ambiente químico de la célula y proteínas reguladoras especiales, codificadas por genes reguladores.

La supervivencia a corto plazo de una célula procariótica depende del mantenimiento de la información genética y de la multiplicación de la célula que depende, a su vez, de una replicación rápida y precisa. En una escala de tiempo mayor, la aparición de variantes genéticas, de las que depende la evolución de las especies, es facilitada en gran medida por el reordenamiento ocasional de secuencias de DNA causado por la recombinación genética.

Existe un grupo de elementos genéticos que son capaces de trasladarse de un lugar a otro insertándose dentro del DNA. Estos elementos genéticos móviles son los plásmidos, los virus y los transposones
Una vez incorporado a la célula, el DNA puede integrarse al cromosoma por recombinación genética.

La transcripción y su regulación

La replicación del DNA comienza en un sitio particular del cromosoma y ocurre bidireccionalmente (replicación theta). La transcripción consiste en la síntesis de una molécula de mRNA usando como molde una de las hebras del DNA.

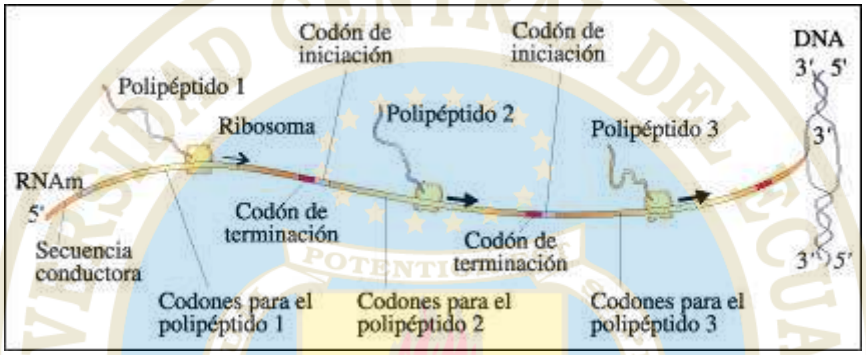
La replicación comienza en una secuencia de nucleótidos específica, conocida como el origen de replicación. Los puntos de origen y terminación de la replicación se indican en rojo y en negro, respectivamente, y la cadena de DNA recién sintetizada se muestra en rojo. A medida que las dos horquillas de replicación se alejan del origen en direcciones opuestas, la DNA polimerasa añade nucleótidos , uno por uno, al extremos 3' de las cadenas adelantada y de los fragmentos de Okazaki de la cadena rezagada. Cuando el cromosoma bacteriano circular se está replicando, forma una estructura que se asemeja a la letra griega theta; así, su replicación se conoce como replicación theta.

El proceso de transcripción comienza cuando la enzima RNA polimerasa se acopla al DNA en el sitio específico conocido como promotor. La molécula de RNA polimerasa se une estrechamente al promotor y hace que la doble hélice de DNA se abra, iniciándose la transcripción. La cadena de RNA en crecimiento permanece brevemente unida por puentes de hidrógeno al DNA molde, (sólo 10 o 12

ribonucleótidos están unidos al DNA en cualquier instante dado) y luego se desprende como una cadena simple.

Un segmento de DNA que codifica un polipéptido se conoce como gen estructural. Frecuentemente, los genes estructurales que codifican polipéptidoscon funciones relacionadas se presentan juntos formando una sucesión en el cromosoma bacteriano. Estos grupos funcionales podrían incluir, por ejemplo, dos cadenas polipeptídicas que juntas constituyen una enzima particular o tres enzimas que trabajan en una única vía enzimática.

Los grupos de genes que codifican esas moléculas suelen transcribirse en una única cadena de mRNA. Estos mRNA se conocen con el nombre de mRNA policistrónicos mientras que, los que poseen información para un único polipéptido, se denominan monocistrónicos. Así, un grupo de polipéptidos que la célula necesite al mismo tiempo pueden ser sintetizados juntos, constituyendo una manera simple y eficiente de controlar su coexpresión.



Esquema del proceso de transcripción en los procariotas

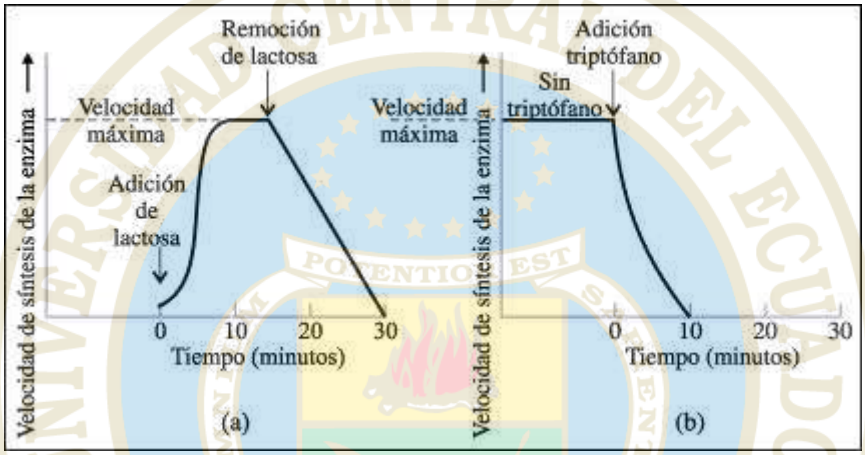
En los procariotas, la transcripción a menudo da como resultado una molécula de mRNA con secuencias que codifican varias cadenas polipeptídicas diferentes (mRNA policistrónico). Las secuencias están separadas por codones de terminación y de iniciación. En este diagrama, los codones de terminación y de iniciación son contiguos pero, en algunos casos, pueden estar separados por hasta 100 a 200 nucleótidos. El extremo 5' de la molécula de mRNA tiene una secuencia conductora corta y el extremo 3' tiene una secuencia cola; ninguna de estas secuencias codifica proteínas. La traducción generalmente comienza en el extremo conductor de la molécula de mRNA, mientras que el resto de la molécula aún está siendo transcripta.

La molécula de mRNA recién sintetizada tiene una corta secuencia "guía" en su extremo 5', la secuencia de Shine-Dalgarno, que es la que se une al ribosoma. La región codificadora de la molécula es una secuencia lineal de nucleótidos que dicta con precisión la secuencia lineal de aminoácidos en cadenas polipeptídicas determinadas. Puede haber varios codones de terminación e iniciación dentro de la molécula de mRNA, marcando el fin de un gen estructural y el comienzo del siguiente, respectivamente. Cada uno de los codones de iniciación tiene que estar precedido por un sitio de unión al ribosoma. Una secuencia adicional de nucleótidos en el extremo 3' se conoce como "cola". Los ribosomas se acoplan a la molécula de mRNA aun antes de que la transcripción se haya completado.

La regulación implica interacciones entre el ambiente químico de la célula y proteínas reguladoras especiales, codificadas por genes reguladores. Por ejemplo, las células de E. coli abastecidas con el disacárido lactosa como fuente de carbono y energía, requieren de la enzima beta-galactosidasa para escindir ese disacárido. Las

células que crecen en un medio con lactosa fabrican aproximadamente 3.000 moléculas de beta-galactosidasa. Sin embargo, en ausencia de lactosa hay un promedio de una molécula de enzima por célula. En conclusión, la presencia de lactosa provoca la induccción de la producción de las moléculas de enzima necesarias para degradarla. Se dice, entonces, que estas enzimas son inducibles.

Por el contrario, la presencia de un nutriente determinado puede inhibir la transcripción de un grupo de genes estructurales. La E. coli, como otras bacterias, puede sintetizar cada uno de sus aminoácidos a partir de amoníaco y de una fuente de carbono. Los genes estructurales que codifican las enzimas necesarias para la biosíntesis del aminoácido triptófano, por ejemplo, están agrupados y se transcriben en una única molécula de mRNA. Este mRNA es producido continuamente por células en crecimiento si el triptófano no está presente. En presencia de triptófano, se detiene la producción de las enzimas. Estas enzimas, cuya síntesis se reduce en presencia de los productos de las reacciones que catalizan, se denominan represibles.



Enzimas inducibles y represibles.

a. La velocidad de síntesis de beta-galactosidasa, una enzima inducible producida por E. coli, se incrementa dramáticamente cuando se añade lactosa al medio de crecimiento circundante. En tanto la lactosa sea abundante en el medio, la producción de enzima continúa a su velocidad máxima. Sin embargo, cuando se elimina la lactosa del medio, la velocidad de síntesis de beta-galactosidasa cae inmediatamente.
b. En ausencia de un sustrato esencial, como el aminoácido triptófano, las enzimas requeridas para su producción se sintetizan a velocidad máxima.

Sin embargo, si se añade triptófano al medio, la síntesis de estas enzimas se reprime rápidamente.
Un medio principal de regulación genética en las bacterias es el sistema operón. Un operón comprende al promotor, a los genes estructurales y al operador.

Los genes estructurales del operón codifican un grupo de proteínas funcionalmente relacionadas y se transcriben como una sola molécula de mRNA. La transcripción es controlada por secuencias en el promotor y en el operador, adyacentes a los genes estructurales y capaces de unir proteínas específicas. El promotor contiene un sitio de unión para la RNA polimerasa y puede contener un sitio de unión para el complejo CAP-AMP cíclico. El operador es el sitio de unión para un represor, proteína codificada por otro gen, el regulador, que puede estar localizado a cierta distancia en el cromosoma bacteriano. El operador se puede superponer con el promotor, con el primer gen estructural, o con ambos; cuando el represor se une a

la molécula de DNA en el sitio operador, la RNA polimerasa no puede iniciar la transcripción del mRNA. Cuando el represor no está presente, la RNA polimerasa puede unirse al DNA y comenzar su movimiento a lo largo del cromosoma, permitiendo que ocurra la transcripción y la síntesis de proteínas.

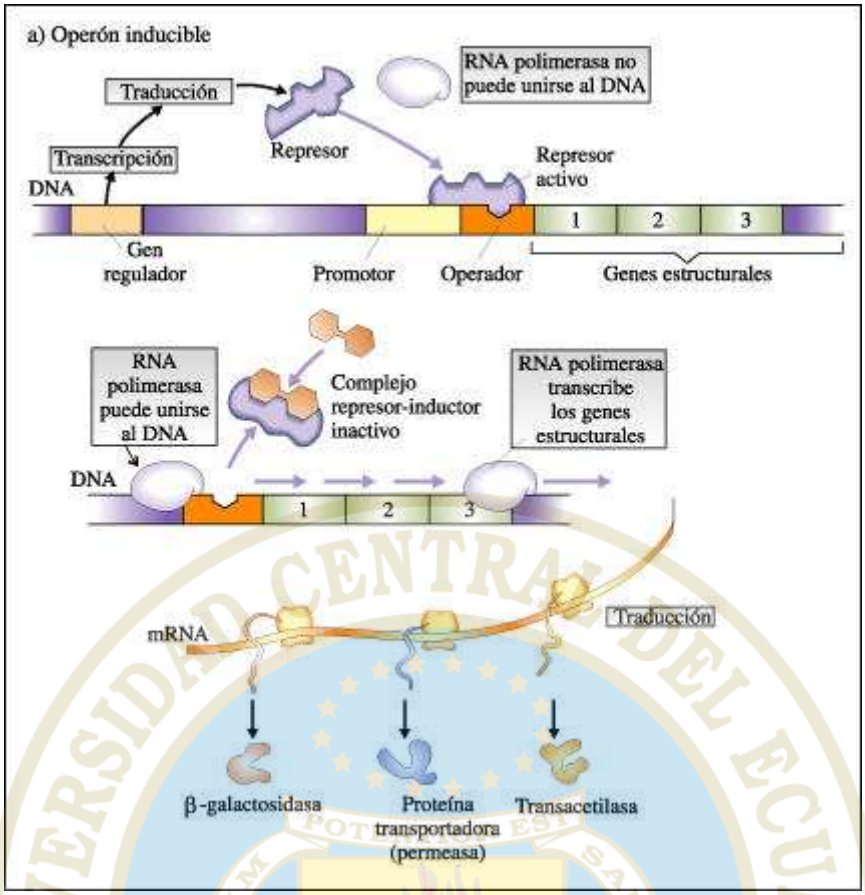
El operón lac es un ejemplo de un operón inducible. Pasa de "desconectado" a "conectado" cuando un inductor se une al represor y lo inactiva. Otros operones, como el operón trp, son represibles. Estos pasan de "conectado" a "desconectado" por la acción de un correpresor, que se une a un represor inactivo. Éste activa al represor y se une al operador. Tanto la inducción como la represión son formas de regulación negativa.

La regulación positiva de algunos operones la suministra la unión del complejo CAP-cAMP. Por ejemplo, cuando hay glucosa en la célula, los niveles de AMP cíclico son bajos y el complejo CAP-cAMP no se forma. Cuando la glucosa se agota, aumentan los niveles de cAMP y se forman complejos CAP-cAMP que se unen luego al promotor. Con la lactosa presente (y el represor así inactivado) y el complejo CAP-cAMP en su lugar, la RNA polimerasa también se une al promotor y ocurre la transcripción desde el operón.

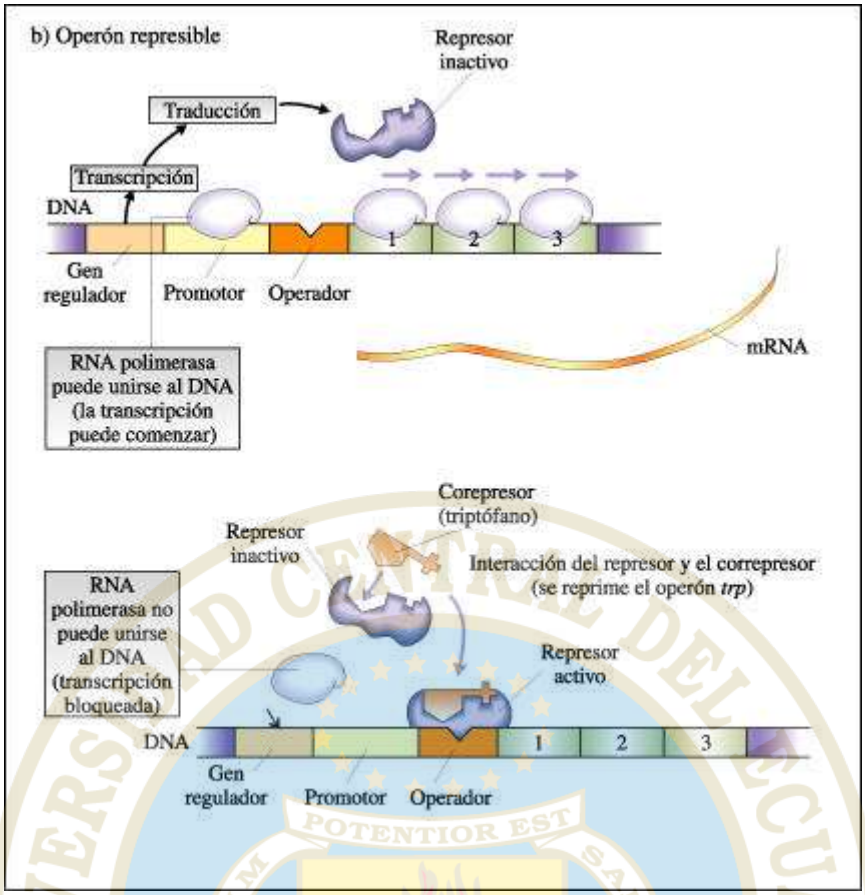
En un operón, la síntesis de proteínas está regulada por interacciones que involucran a un represor y a un inductor o bien a un represor y a un correpresor.

a. En los sistemas inducibles, como el operón lac, la molécula del represor es activa, hasta que se combina con el inductor (en este caso, alolactosa).
b. En los sistemas represibles, como el operón trp, el represor se activa sólo cuando se combina con el correpresor.

Los operones inducibles y represibles son ambos desconectados por proteínas represoras codificadas por genes reguladores. El represor se une al DNA en el operador y evita, de esta forma, que la RNA polimerasa inicie la transcripción.



En los operones inducibles, el inductor contrarresta el efecto del represor uniéndose a él y manteniéndolo en una forma inactiva. Así, cuando el inductor está presente, el represor ya no puede unirse al operador y pueden proseguir la transcripción y la traducción.



En los operones represibles, en ausencia del correpresor, el represor se encuentra inactivo. En este estado, la transcripción y la traducción ocurren permanentemente. En presencia de un correpresor, se forma un complejo represor-correpresor y el represor se activa. Así puede unirse al operador bloqueando la transcripción.

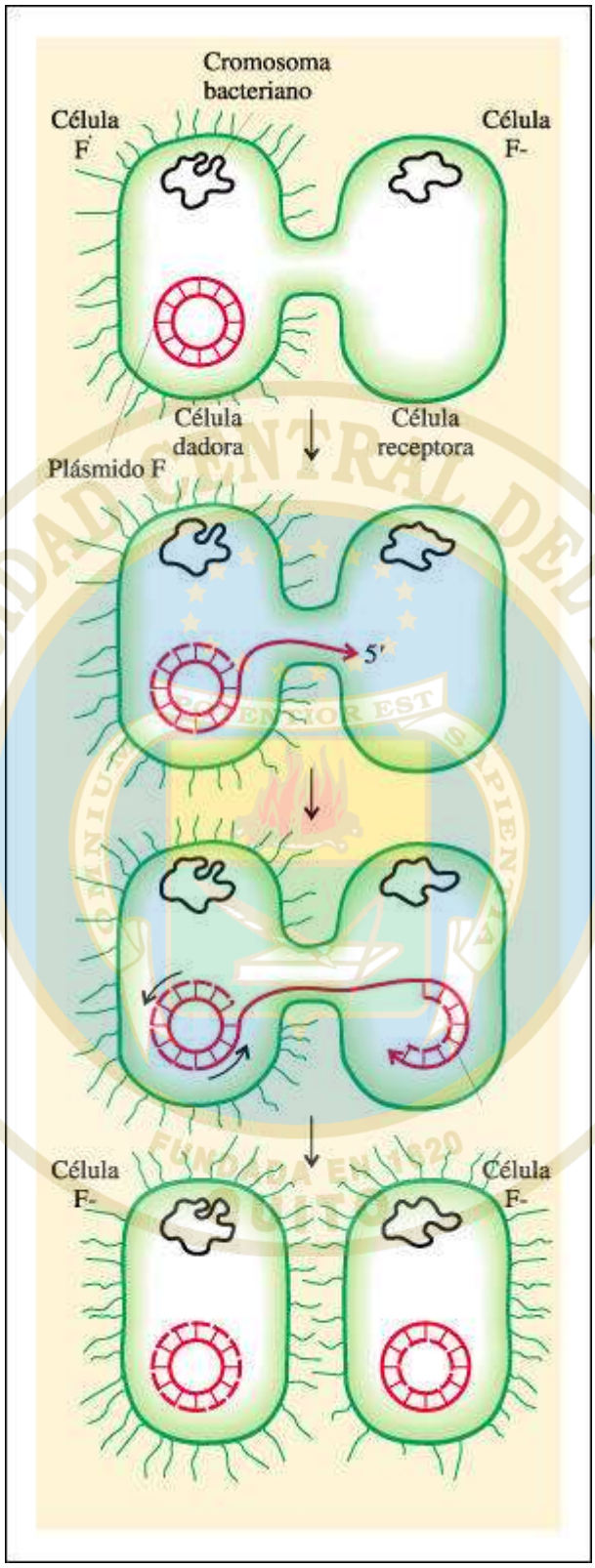
Elementos genéticos móviles

Los elementos genéticos móviles son los plásmidos, los virus y los transposones.

Además de los genes que lleva el cromosoma bacteriano, las bacterias pueden contener otros genes llevados en los plásmidos, que son moléculas de DNA de doble cadena mucho más pequeñas y también circulares. La mayoría de los plásmidos pueden ser transferidos de célula a célula. Esta transferencia de DNA por contacto célula a célula se conoce como conjugación. Parte de los plásmidos puede integrarse reversiblemente al cromosoma bacteriano, en cuyo caso se conocen como episomas.

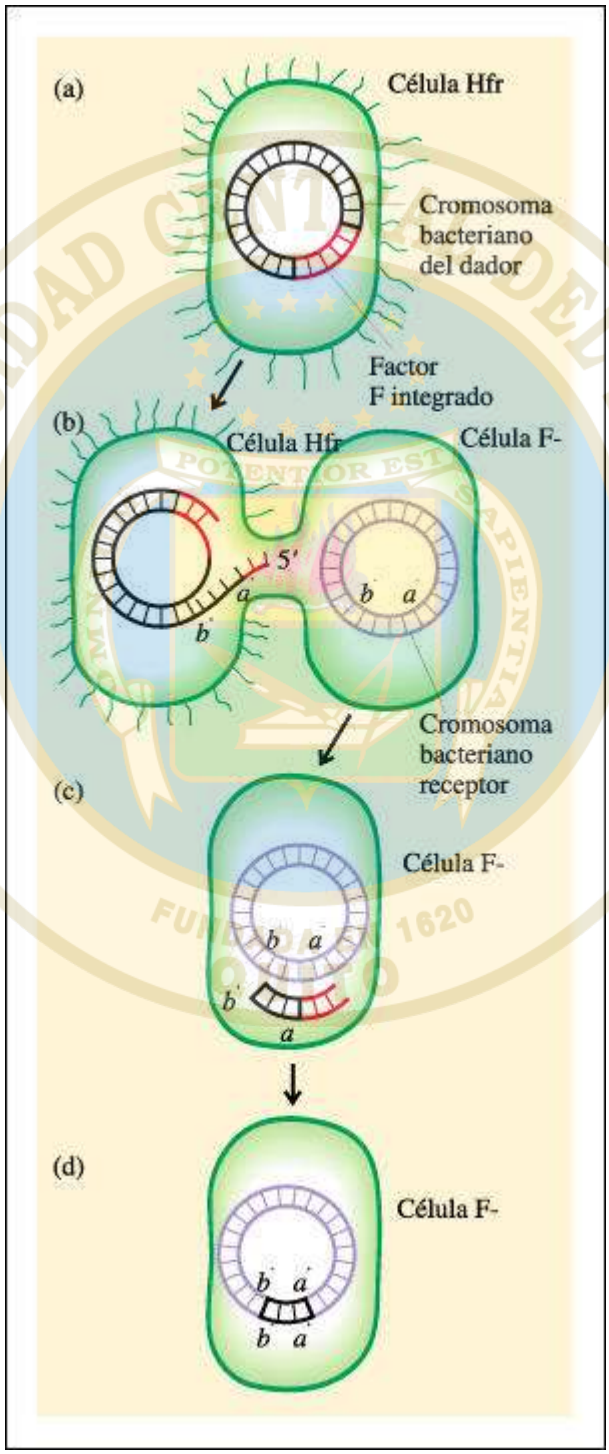
El factor F (de fertilidad) de E. coli es un plásmido presente en las células F+ dadoras (machos) y puede ser transferido a las células F- (hembras) receptoras; estas células pueden transformarse en F+ y transferir, a su vez, el factor F. Cuando el factor F se integra al cromosoma de una célula de E. coli (transformándolas en una célula Hfr), parte del cromosoma o (en raras ocasiones) todo el cromosoma puede ser transferido a otra célula de E. coli por conjugación. En el momento de la transferencia, el cromosoma se replica por el mecanismo de círculo rodante y una copia de DNA de cadena simple entra a la célula receptora linealmente, de modo que los genes bacterianos penetran uno tras otro, en una secuencia fija. Luego se sintetiza la cadena complementaria. Como la velocidad a la cual los genes bacterianos entran en la célula receptora es constante a una temperatura dada, la

separación a intervalos regulares de las células que se conjugan permite mapear el cromosoma bacteriano.



Transferencia de un plásmido F de una célula F+ a una célula F-, por medio de la conjugación. En estos diagramas, el plásmido se muestra muy aumentado; en realidad, su tamaño es mucho menor que el del cromosoma bacteriano, ya que contiene muchos menos pares de nucleótidos.

Una cadena única de DNA se mueve desde la célula dadora hacia la célula receptora, donde posteriormente se sintetiza su cadena complementaria (líneas punteadas en el cromosoma de la célula receptora). A medida que la cadena de DNA se transfiere, la cadena de la célula dadora "gira" en sentido contrario a las agujas del reloj, exponiendo los nucleótidos desapareados. Éstos sirven como molde para la síntesis de una cadena complementaria de DNA (líneas punteadas, célula dadora). Como resultado, el plásmido en la célula dadora continúa siendo un círculo de DNA de doble cadena y el plásmido transferido convierte a la célula receptora en una célula F+. Este mecanismo de replicación del DNA del plásmido se conoce como "replicación en círculo rodante".



Transferencia de una porción del cromosoma bacteriano durante la conjugación.

a. Una célula F+ se convierte en una célula Hfr cuando el plásmido F se inserta en su cromosoma.

b. Ocurre una ruptura en la secuencia del factor F integrado al cromosoma y comienza la replicación en círculo rodante. Liderada por su extremo 5', una cadena simple de DNA, que contiene una porción de la secuencia del factor F seguida por los genes a+ y b+, penetra en la célula F-. En este ejemplo, sólo una porción del cromosoma se transfiere antes de que las células se separen una de otra.

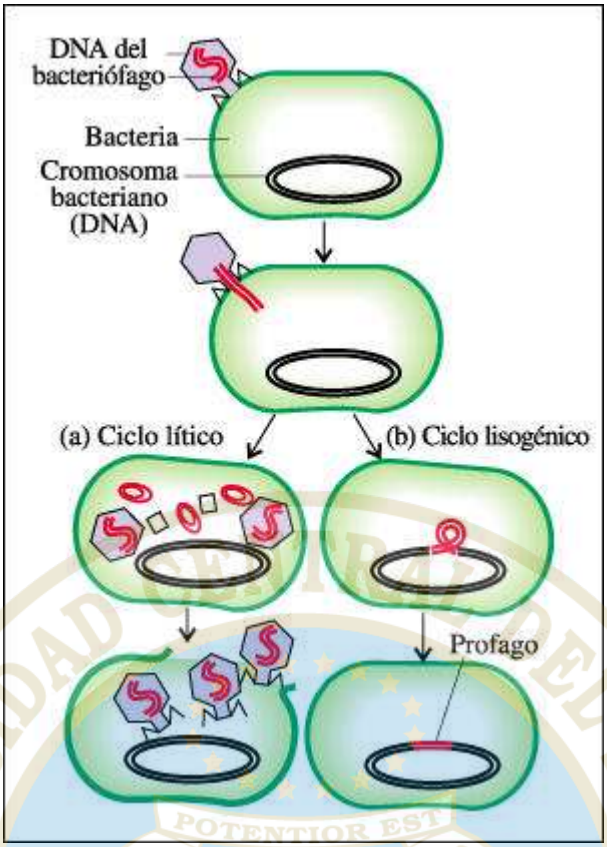
c. El fragmento de DNA transferido es homólogo a la parte del cromosoma receptor que lleva los mismos genes. La "concordancia", sin embargo, no es exacta, dado que los genes a- y b- son formas alternativas de los genes a+ y b+. Difieren en la secuencia de nucleótidos como resultado de mutaciones que han hecho, en este ejemplo, que a y b sean no funcionales, o sea, que no den como resultado la síntesis de los productos a y b.

d. Ocurre la recombinación entre el DNA dador y el cromosoma receptor. La célula hija que contenga los genes transferidos a+ y b+ será capaz de sintetizar los productos a y b. Esto ofrece un medio por el cual puede demostrarse la conjugación. Nótese que la célula dadora sigue siendo Hfr y que la célula receptora aún es una F-, al igual que sus células hijas.

Otros elementos genéticos móviles son los virus bacterianos o bacteriófagos; están formados por DNA o RNA envuelto en una cubierta proteínica. Dentro de la célula hospedadora, el ácido nucleico viral puede utilizar los recursos metabólicos de la célula para sintetizar más moléculas de ácido nucleico viral y más proteínas virales. Empaquetados en sus cubiertas proteínicas, las partículas de virus pueden provocar la lisis celular y escapar de la célula (ciclo lítico) para comenzar un nuevo ciclo de infección.

El DNA de algunos virus, conocidos como virus atenuados, puede integrarse en el cromosoma del hospedador de la misma manera que un episoma y replicarse junto con el cromosoma iniciando un ciclo lisogénico. Cuando se integra en un cromosoma hospedador, el DNA de un virus bacteriano se conoce como profago. De tanto en tanto, los profagos se separan del cromosoma y establecen un nuevo ciclo de infección.

Los virus pueden servir como vectores de material genético, transportando genes de una célula a otra, proceso conocido como transducción. La transducción general ocurre cuando el DNA hospedador, fragmentado en el curso de la infección viral, se incorpora a nuevas partículas virales que llevan estos fragmentos a una nueva célula hospedadora. La transducción especializada ocurre cuando un profago, al liberarse del cromosoma hospedador, lleva con él, como parte del cromosoma viral, genes del hospedador que luego son transportados a una nueva célula hospedadora.



Cuando ciertos tipos de virus infectan bacterias, puede ocurrir uno de dos hechos: que comience una infecció o que el virus se integre al cromosoma bacteriano.

a. El DNA viral puede entrar a la célula y comenzar una infección (ciclo lítico); o

b. el DNA viral puede incorporarse al cromosoma bacteriano, replicarse con él y ser transferido a las células hijas (ciclo lisogénico).

Las bacterias que albergan a estos virus se conocen como lisogénicas porque, de cuando en cuando, los profagos se activan y establecen un nuevo ciclo lítico.

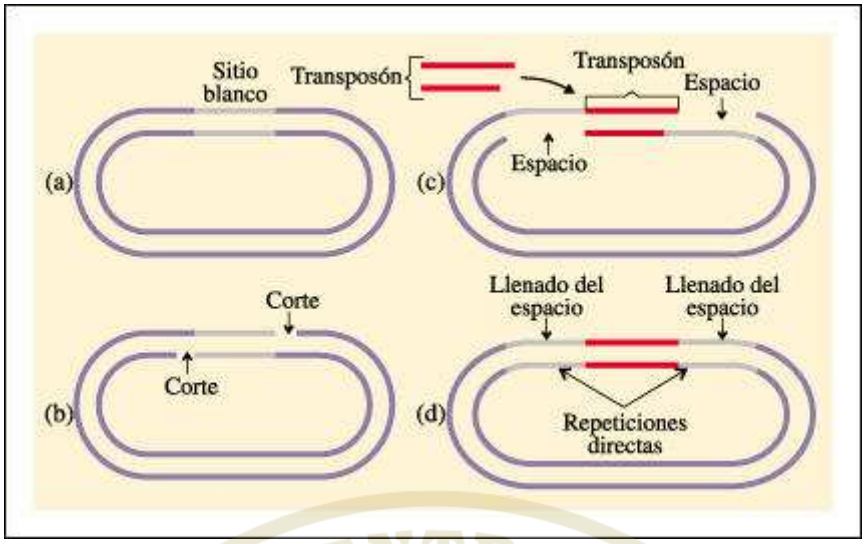
Los transposones son elementos genéticos móviles que difieren de los plásmidos y de los virus en varios aspectos:

1. llevan un gen para la enzima transposasa, que cataliza su integración al cromosoma del hospedador;

2. en cada extremo del transposón hay una secuencia repetida directa o invertida;

3. la secuencia blanco en el cromosoma hospedador se duplica cuando se inserta el transposón y el resultado es que el transposón queda flanqueado en cada extremo por la secuencia blanco.

Los transposones pueden causar mutaciones, interfiriendo con la expresión normal de los genes de la célula hospedadora. Los transposones simples contienen solamente genes implicados en su transposición; los compuestos llevan genes estructurales adicionales.



Inserción de un transposón en un DNA receptor.

a. La secuencia de nucleótidos en la cual ocurre la inserción se conoce como sitio blanco.

b. Se producen cortes escalonados en el sitio blanco y

c. el transposón se une a los extremos que sobresalen de los cortes.

d. Cuando los espacios se completan por síntesis de la hebra complementaria, se forman repeticiones idénticas en ambos lados del transposón insertado. Éstos, a menudo, se usan como "mojones" para identificar las secuencias de DNA que han sido transpuestas.

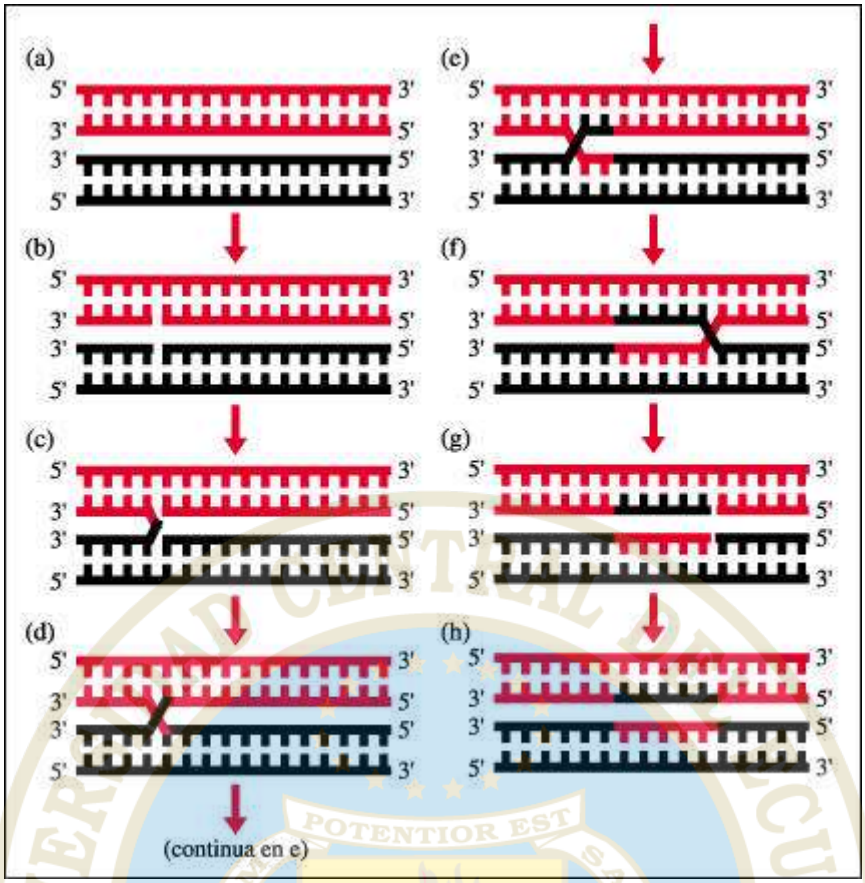
Estrategias de recombinación

En ocasiones, DNA foráneo, portador de información, puede introducirse en una célula bacteriana. Las bacterias portadoras de estas secuencias de DNA pueden transmitir los plásmidos, transposones o profagos adquiridos a las células hijas durante la división celular por transferencia vertical.

El DNA incorporado a la célula puede integrarse al cromosoma por recombinación genética.

Existen dos grandes tipos de recombinación: la recombinación general u homóloga y la recombinación específica de sitio.

La recombinación homóloga implica el intercambio entre segmentos homólogos de DNA. Cuando dos segmentos homólogos de DNA de doble cadena se alinean uno con otro, pueden ocurrir intercambios entre las moléculas de modo tal que los genes pueden ser transferidos de una molécula a otra. Este fenómeno se produce en las células eucarióticas en la meiosis, durante el crossing-over; también ocurre entre el DNA de la célula receptora y el de la célula dadora, luego de la conjugación, la transformación y la transducción en las células bacterianas. Se han propuesto varios modelos para explicar cómo ocurre la recombinación entre homólogos; uno de ellos es el "intercambio de cadena simple".



El modelo "intercambio de cadena simple" de la recombinación genética entre dos cadenas homólogas de DNA.

a. El DNA de cada uno de los progenitores homólogos se indican en negro y el otro en color rojo.

b. Se rompe una cadena de cada molécula de DNA,

c. que se intercambia con la cadena homóloga de la otra molécula y

d. ídem,

e. se une a la cadena intercambiada.

f. El intercambio de cadenas entre los DNA ocurre a lo largo del DNA y

g. en un punto específico, las cadenas intercambiadas se rompen nuevamente y

h. se resellan, completando el intercambio y la recombinación de los genes.

Un segundo tipo de recombinación, la llamada recombinación específica de sitio, implica la inserción de elementos genéticos móviles (y removibles), como el plásmido F. Estos elementos pueden entrar o salir del DNA de un cromosoma a través de un evento de recombinación. Esta recombinación involucra secuencias específicas del DNA del fago o del plásmido y del DNA bacteriano, que incluyen una pequeña región de homología y enzimas de recombinación especificas. Un tipo diferente de recombinación, que no involucra ningún tipo de homología de secuencia, es la implicada en la inserción de los transposones. La transposasa,

enzima responsable de la inserción, introduce cortes en el DNA cromosomal, en secuencias blanco al azar.



Capítulo 16. DNA recombinante: Las Herramientas del Oficio

Al revelar los numerosos métodos mediante los cuales las células procesan, añaden, eliminan y transfieren información genética, los biólogos moleculares abrieron el camino para el desarrollo de sus propias manipulaciones genéticas. En los últimos años, se han desarrollado técnicas que han permitido abordar el análisis y la manipulación del DNA en una forma antes inimaginada. La tecnología del DNA recombinante ha hecho posible investigar más a fondo la estructura y función de los genes, especialmente de los genes eucarióticos que eran inaccesibles por otros métodos.Estas investigaciones permanentemente generan nuevos interrogantes e inquietudes, muchos de los cuales tienen profundas implicancias éticas.

Cuando los investigadores se enfrentaron por primera vez con el gran tamaño y la complejidad del DNA, incluso el del virus más simple, la posibilidad de descifrar la información genética codificada parecía estar más allá de toda esperanza. Se hizo evidente que para estudiar un gen individual, se lo debía aislar del resto del genoma ya que, cada gen, representa una pequeña sección dentro de un cromosoma y, en ese contexto, no puede ser individualizado. Para el aislamiento de un gen o de fragmentos más pequeños, el DNA debe ser fragmentado. Si bien la ruptura del DNA puede ser realizada mecánicamente, por este medio la fragmentación se produce al azar. La obtención de fragmentos específicos fue posible mediante un método desarrollado a partir de herramientas propias de ciertos organismos.

Para avanzar hacia un estudio más detallado del DNA fue necesaria una metodología para obtener grandes cantidades de fragmentos específicos de DNA. Estos fragmentos podían ser DNA genómico, cDNA o DNA obtenidos a partir de oligonucleótidos sintéticos.

A menudo, antes de que un determinado fragmento de DNA o de mRNA pueda ser manipulado de cualquier modo, debe primero ser localizado. Los cromosomas, incluso los de las células eucarióticas más simples, contienen una enorme cantidad de DNA, por lo que localizar un segmento específico es como tratar de encontrar la proverbial aguja en el pajar. Para localizar fragmentos específicos se utiliza la técnica de hibridación de ácidos nucleicos.

Con el desarrollo de técnicas para cortar moléculas de DNA y multiplicar los fragmentos, hoy es posible, en principio, determinar la secuencia de nucleótidos de cualquier fragmento de ácido nucleico aislado. Para secuenciar una molécula de

DNA de gran tamaño, como el genoma completo de un virus, es preciso analizar porciones pequeñas y posteriormente integrar los resultados.

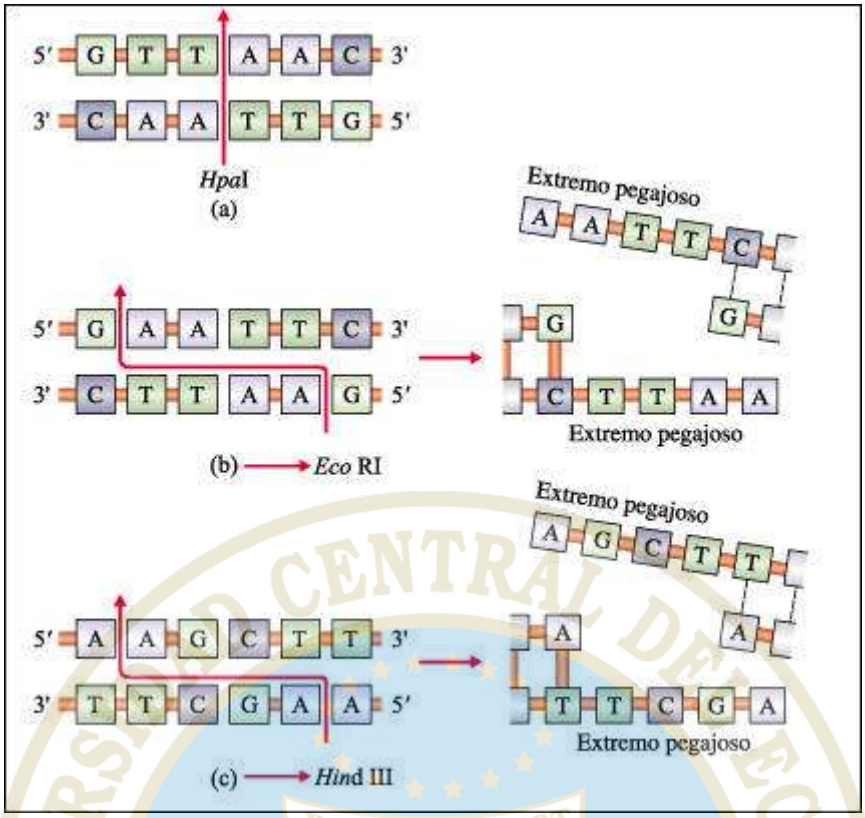
En los comienzos de la investigación del DNA recombinante, los biólogos se dieron cuenta de que los segmentos de DNA que codifican ciertas proteínas (particularmente las de importancia médica o agrícola) pueden transferirse a bacterias y ser expresados. Las bacterias pueden funcionar como "fábricas" que suministran una fuente virtualmente ilimitada de proteínas. Esta propiedad de las bacterias fue aprovechada por los científicos y así nació la biotecnología.

La metodología del DNA recombinante, permite transferir genes tanto a células procarióticas como a células vegetales y a otros organismos eucariotas.

Aislamiento de fragmentos específicos de DNA

Los fragmentos específicos de DNA se pueden obtener cortando moléculas de DNA con enzimas de restricción, transcribiendo el mRNA a DNA con la enzima transcriptasa inversa, o por medio de la síntesis de oligonucleótidos en el laboratorio. Las enzimas de restricción se encuentran en la naturaleza en las células bacterianas y en algunos bacteriófagos. Escinden las moléculas de DNA en secuencias de reconocimiento específicas, que típicamente tienen de 4 a 8 nucleótidos de longitud. Su función en las células bacterianas es degradar moléculas de DNA extrañas. El DNA de la bacteria se protege de sus propias enzimas de restricción por la metilación de nucleótidos en las secuencias de reconocimiento.

Algunas enzimas de restricción producen cortes de la molécula de DNA que dejan extremos rectos. Otras cortan de manera escalonada, dejando extremos "pegajosos" que luego pueden unirse, por apareamiento de bases complementarias, con otros fragmentos producidos por la misma enzima. Esto hace posible combinar segmentos de DNA de fuentes diferentes.. Una misma molécula de DNA producirá distintos fragmentos, llamados fragmentos de restricción, si es tratada o digerida con diferentes enzimas de restricción. El gran número de enzimas de restricción y de secuencias de reconocimiento diferentes hace posible que se las utilice para empalmar segmentos de DNA genómico de una variedad ilimitada de fuentes.

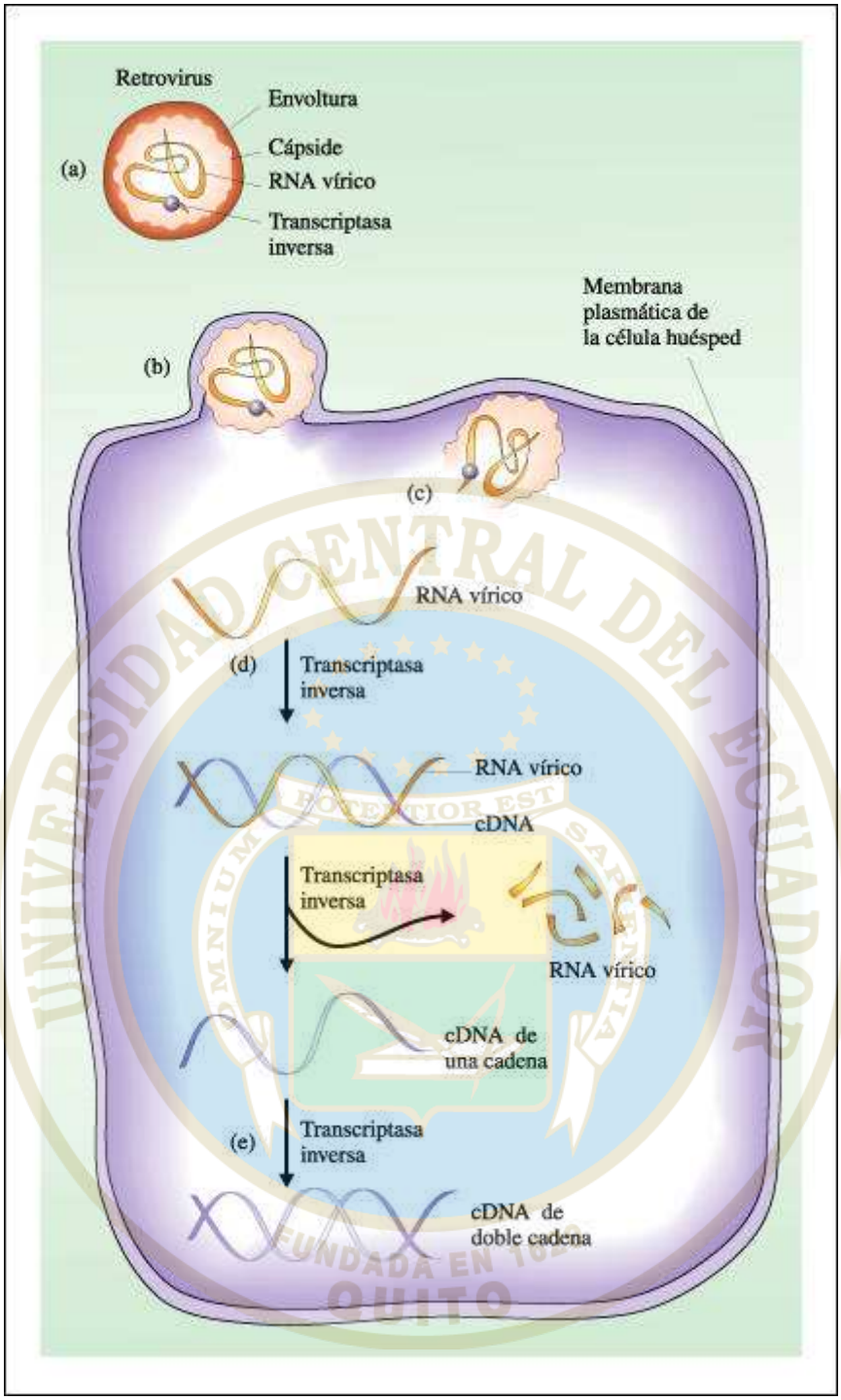


Las secuencias de nucleótidos de DNA reconocidas por tres enzimas de restricción ampliamente usadas: a) HpaI, b) EcoRI y c) HindIII.

Las secuencias de reconocimiento de las enzimas de restricción frecuentemente tienen seis pares de bases de longitud y, cuando se leen en la misma dirección (por ejemplo 5' a 3'), las dos cadenas complementarias de la secuencia son idénticas; estas secuencias se denominan secuencias palindrómicas. Algunas enzimas como EcoRI y HindIII escinden el DNA dando como resultado extremos "pegajosos". Las enzimas de restricción generalmente se obtienen de bacterias y su nombre deriva del nombre científico de esas bacterias: HpaI es de Hemophilus parainfluenzae; EcoRI es de E. coli y HindIII es de Hemophilus influenzae.

Otra herramienta para obtener fragmentos específicos de DNA la transcriptasa inversa que fue aislada de ciertos virus que contienen genoma de RNA, los retrovirus. Esta enzima es capaz de sintetizar DNA a partir de un molde de mRNA.

Cuando estos virus infectan una célula hospedadora, la transcriptasa inversa cataliza la síntesis de DNA a partir del molde de RNA viral; el mRNA viral, que codifica proteínas virales, se transcribe a partir de este DNA, como también el RNA viral que será empaquetado en nuevas partículas virales. En el laboratorio, la transcriptasa inversa puede utilizarse para sintetizar DNA a partir de un molde de RNA, segmentos que se conocen como DNA complementario, o cDNA.



Infección de una célula animal por un retrovirus.

En el esquema anterior se observa que

a. la cápside de un retrovirus está rodeada típicamente por una envoltura externa de lipoproteína formada por elementos de la membrana celular de su hospedador anterior y por proteínas virales. Esta envoltura puede fusionarse con la membrana celular de un nuevo hospedador, permitiendo que el virus entre en la célula.

b. Una vez que el retrovirus ha entrado en la célula, el RNA viral se libera de la cápside y

c. se transcribe a una única cadena de DNA complementaria (cDNA).

d. Comienza de inmediato la síntesis de la segunda cadena de DNA (complementaria a la primera), produciéndose una molécula de cDNA de doblecadena. Estas reacciones, así como la de degradación de la molécula original del RNA viral, son catalizadas por la enzima transcriptasa inversa.

El cDNA de doble cadena puede integrarse al cromosoma de la célula hospedadora. Posteriormente se transcriben, a partir del DNA viral integrado, tanto el nuevo RNA genómico viral como el mRNA para la síntesis de proteínas virales.

Para separar fragmentos de DNA menores de 500 nucleótidos se utiliza como matriz un gel de poliacrilamida.El tamaño de poro de este gel permite separar moléculas cuyo tamaño difiere en un solo nucleótido. Para separar moléculas de DNA de mayor tamaño, se utilizan matrices con poros mayores, como los geles de agarosa, un polisacárido aislado de ciertas algas.

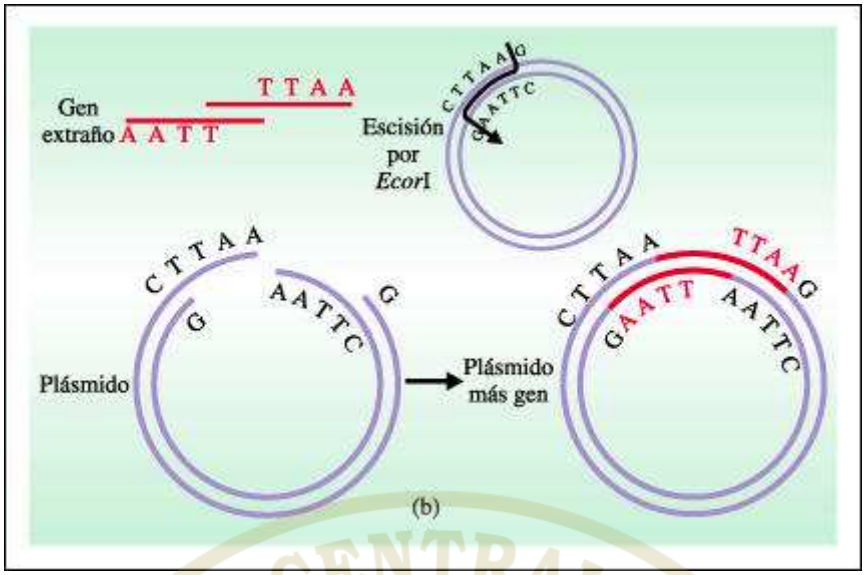
Los fragmentos de DNA separados no pueden ser visualizados directamente, por ejemplo, mediante el uso de técnicas de tinción.

Obtención de múltiples copias de DNA

La maquinaria para duplicar DNA ya estaba presente en la E. coli y en otras células bacterianas. Pero hacían falta vectores que pudiesen llevar las moléculas de DNA de interés al interior de estas células e iniciar la replicación. Nuevamente, los procariotas y los virus aportaron la solución.

Los clones, en genética molecular, son copias múltiples de la misma secuencia de DNA. Las secuencias a ser clonadas se introducen en células bacterianas por medio de vectores. Los plásmidos y los bacteriófagos se usan como vectores; los cósmidos son vectores sintéticos que combinan características del fago lambda (que tienen los extremos cohesivos o regiones COS) con propiedades de los plásmidos. La secuencias de DNA que se desean clonar deben ser insertadas en los vectores. Una vez en la bacteria, el vector y el DNA extraño que lleva se replican y las copias múltiples pueden ser recuperadas de las células.

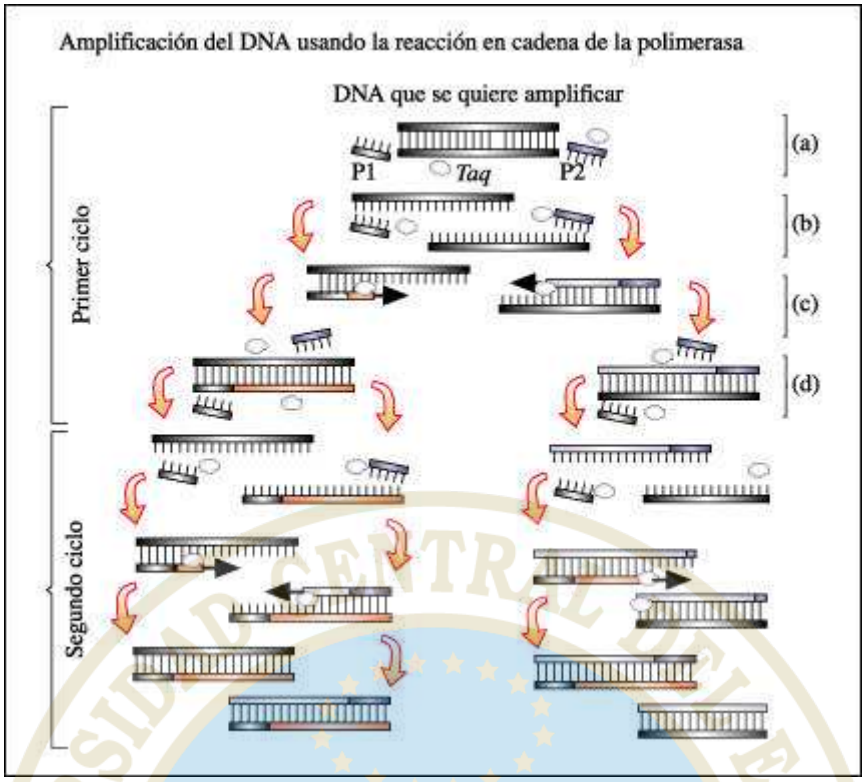
Para clonar genes específicos se puede preparar una biblioteca genómica que consiste en una colección de fragmentos de DNA genómicos, clonados en vectores (plásmidos, bacteriófagos o cósmidos), que representan el genoma entero del organismo. Otra alternativa son las bibliotecas de cDNA que representan la colección completa de los mRNA que se sintetizan en un momento en una célula dada.



La enzima de restricción EcoRI escinde este plásmido en la secuencia GAATTC, dejando extremos "pegajosos" expuestos.

Los extremos pegajosos, formados por secuencias TTAA y AATT, pueden unirse con cualquier otro segmento de DNA que haya sido escindido por la misma enzima. Así es posible insertar un gen extraño en el plásmido. (En este diagrama, la longitud de las secuencias GAATTC se ha exagerado y las longitudes de las otras porciones del gen extraño y del plásmido se han acortado). Cuando estos plásmidos recombinantes, que llevan un gen extraño, se incuban en ciertas condiciones con bacterias en medio líquido, son captados por algunas de las células bacterianas. Cuando estas células se multiplican, los plásmidos también se replican; el resultado es un número creciente de células, todas sintetizando copias del mismo plásmido. Los plásmidos pueden separarse luego de los otros contenidos celulares y tratarse con EcoRI para liberar copias múltiples del gen clonado

Hasta la década de 1980, el único método para obtener grandes cantidades de un fragmento de DNA era clonándolo en vectores adecuados e introduciéndolo y multiplicándolo en bacterias. En el año 1986, un investigador norteamericano, K. Mullis, desarrolló un método que permite, a partir de una muestra muy pequeña de DNA, obtener millones de copias de DNA in vitro, en unas pocas horas y sin necesidad de usar células vivas. Esta técnica, llamada reacción en cadena de la polimerasa (PCR), requiere conocer la secuencia de nucleótidos de los extremos del fragmento que se quiere amplificar. Estas secuencias se usan para diseñar dos oligonucleótidos sintéticos de DNA complementarios a una porción de cada una de las dos cadena de la doble hélice.



Reacción en cadena de la polimerasa (PCR).

a. La mezcla de reacción contiene la secuencia de DNA que se quiere amplificar, dos oligonucleótidos sintéticos (P1 y P2) que servirán como cebadores, una DNA polimerasa termoestable (Taq) y los cuatro desoxirribonucleótidos trifosfato -dATP, dGTP, dCTP y dTTP-.

b. La mezcla de reacción se somete a ciclos sucesivos, cada uno correspondiente a una fase de desnaturalización, una de hibridación y una de elongación. Durante la desnaturalización, que se realiza por calentamiento de la mezcla a 95 ºC, se separan las dos cadenas del DNA molde.

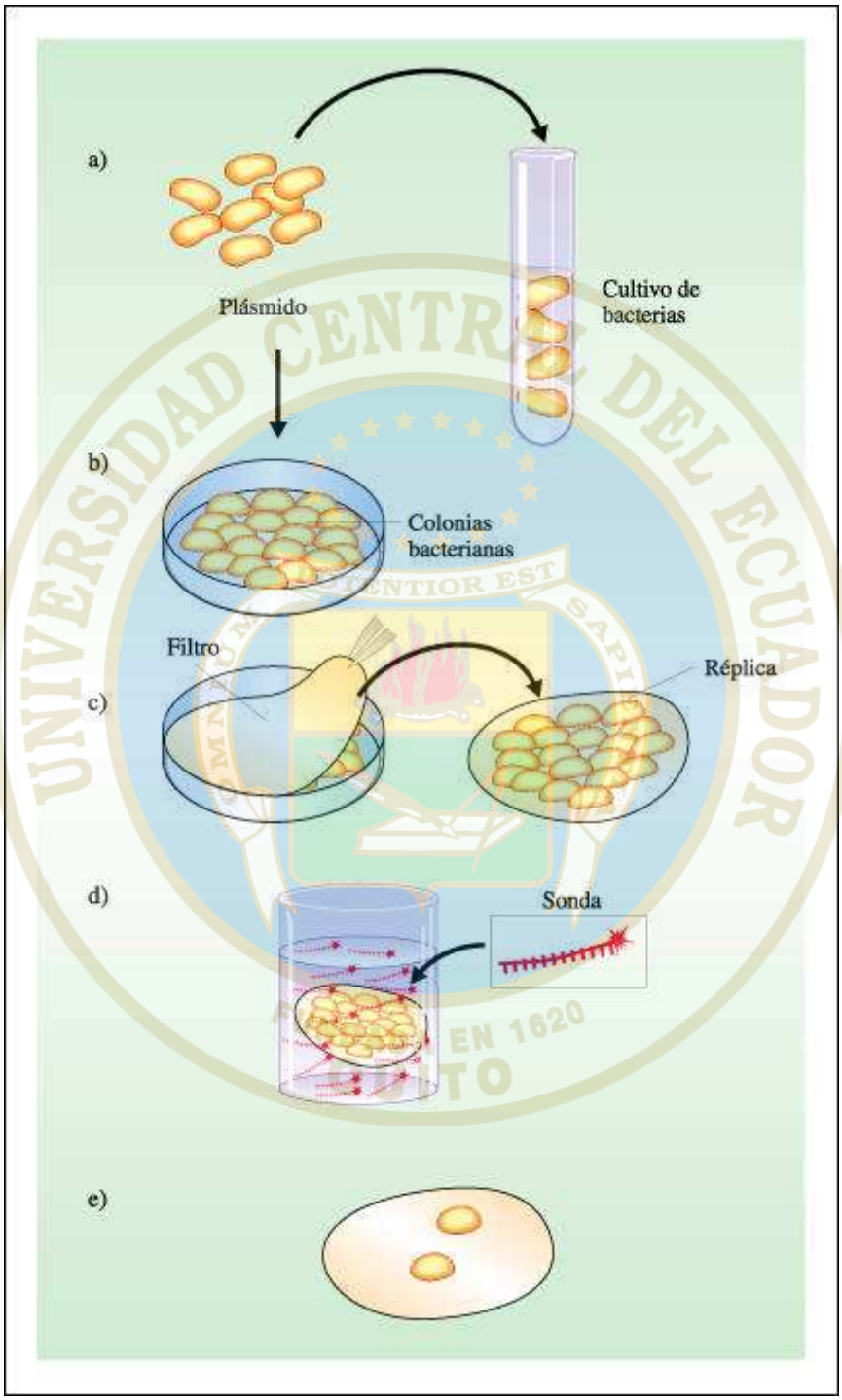
c. Durante la hibridación, la temperatura de incubación se reduce para permitir el apareamiento de las bases de ambos cebadores en el sitio donde encuentran una secuencia complementaria.

d. Durante la fase de elongación, la mezcla se calienta a 72 ºC, temperatura a la cual la DNA polimerasa extiende la cadena complementaria a partir del extremo 3' de los cebadores. Al finalizar cada ciclo, la cantidad de DNA molde disponible para el ciclo siguiente aumenta al doble.

Entre muchas de las aplicaciones que la PCR pone a disposición se encuentran la detección precoz o prenatal de enfermedades genéticas, la detección de infecciones virales latentes o la producción de grandes cantidades de fragmentos de DNA humano a una velocidad muy superior a la posible mediante otros métodos. Esta técnica también se aplica para estudios de identidad y filiación.

Localización de fragmentos específicos de DNA: hibridación

Un fragmento de interés se puede identificar mediante técnicas de hibridación de ácidos nucleicos que dependen de la capacidad de una cadena simple de RNA o de DNA (que puede ser separada de la doble hélice por calentamiento) para combinarse o hibridar con otra cadena que tiene una secuencia de nucleótidos complementaria. Cuanto mayor sea la similitud entre las secuencias de nucleótidos de las dos cadenas, más rápida y más completa será la hibridación.



Transformación de bacterias y localización de un segmento de DNA de interés por medio de una sonda radiactiva

a. Las bacterias competentes se transforman con plásmidos que contienen distintos fragmentos de DNA obtenidos por digestión de un DNA genómico con una enzima

de restricción. Los plásmidos contienen, además, un gen de resistencia a un antibiótico que se usará para la selección de las colonias que hayan incorporado el plásmido.

b. Las bacterias transformadas son distribuidas en una placa de Petri con un medio de cultivo sólido que contiene el antibiótico de selección. Sólo las bacterias que hayan adquirido el plásmido recombinante crecerán formando colonias aisladas. Cada colonia se origina por divisiones sucesivas de una única bacteria inicial y todas las células de una colonia contienen el mismo plásmido recombinante.

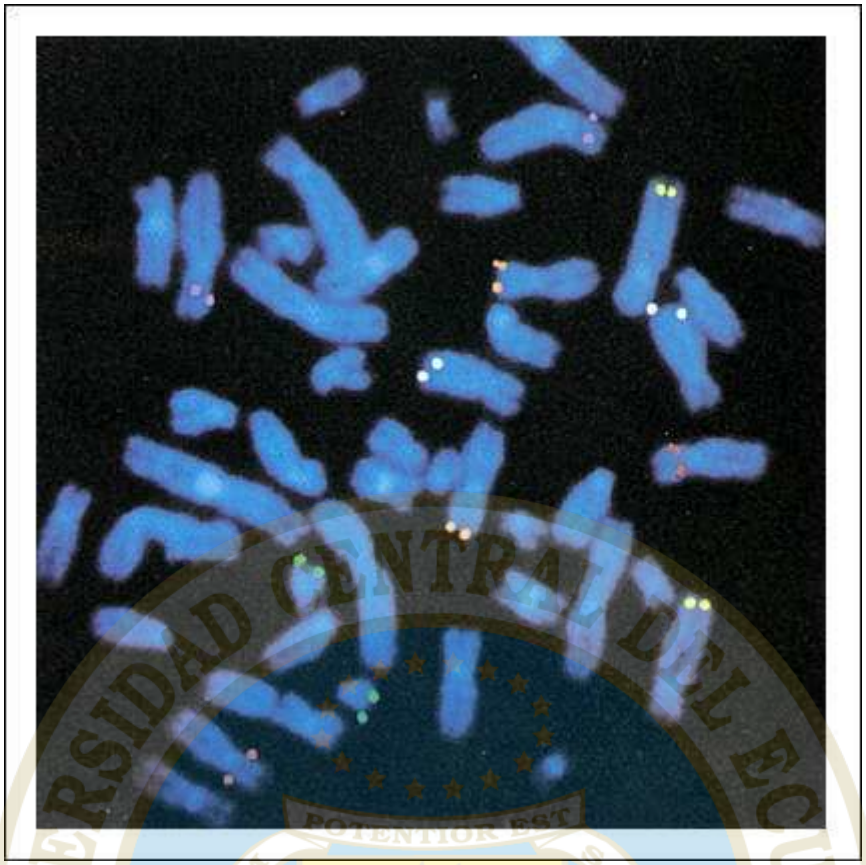
c. Algunas bacterias de cada colonia son transferidas (blotting) a un filtro especial obteniéndose una réplica. La réplica es tratada con una solución de alto pH para romper las células y desnaturalizar el DNA del plásmido. El DNA se une químicamente al filtro

d. El filtro con el DNA desnaturalizado es incubado en una solución que contiene una sonda radioactiva que consiste en una molécula de DNA o RNA de cadena simple, complementaria al segmento de DNA de interés. Se permite que la sonda se hibride.

e. Se lava del filtro el exceso de solución que contiene las sondas que no han hibridado. Las moléculas de doble cadena que se hayan formado permanecen en su lugar en el filtro y su visualización se realiza por medio de autorradiografía, técnica en la cual primero, cada filtro es cubierto con una película fotográfica y dejado en la oscuridad. Durante el período de exposición, el radioisótopo libera energía que impacta la emulsión fotográfica. Luego del revelado de la película, la posición del fragmento radioactivo se observa como una marca oscura, producida por un depósito de plata de la emulsión. Las réplicas de las colonias que estén marcadas con la sonda radiactiva después de este tratamiento, identifican las colonias originales que contenían vectores con el segmento de DNA que se deseaba estudiar.

Existe también una técnica que permite localizar secuencias específicas de DNA o RNA en células y tejidos mediante el uso de sondas de ácidos nucleicos. Esta técnica, conocida como hibridación in situ, permite, por ejemplo, localizar una determinada secuencia en un cromosoma. Las sondas, que también pueden ser marcadas con un colorante fluorescente, son hibridizadas a los cromosomas, expuestos previamente a un alto pH que rompe las uniones puentes de hidrógeno y separa las dos cadenas de DNA.

El método de hibridación in situ también puede ser usado para detectar la presencia de moléculas de RNA específicas en células de distintos tejidos e indicar, de esta manera la expresión diferencial de genes en esos tejidos.



Hibridación in situ. Cromosomas humanos en metafase, en los cuales se identifican secuencias específicas de nucleótidos mediante la técnica de hibridación in situ de ácidos nucleicos.

En la hibridación in situ, las sondas están marcadas con colorantes fluorescentes. Cada color indica la localización de una secuencia de DNA diferente: rojo, localización en el cromosoma X del gen de la distrofia muscular infantil mas común; verde, región del cromosoma 21 donde se encuentra el gen responsable del Síndrome de Down; blanco, un oncogen en el cromosoma 8; violeta, un gen que codifica una proteína de membrana de los glóbulos blancos; amarillo, una secuencia sin determinar en el cromosoma 5.

En los últimos años, se ha desarrollado una técnica que promete generar un salto cualitativo en los estudios de la expresión genética. Se trata de los microarreglos o chips de DNA que permiten monitorear la expresión de un genoma en forma integrada y en un tiempo récord.

La base de la técnica es simplemente la hibridación de secuencias complementarias de ácidos nucleicos a una escala microscópica. Este altísimo nivel de miniaturización permite que la cantidad de sonda requerida sea mínima Con el empleo de diferentes "etiquetas" fluorescentes se pueden comparar los patrones de hibridación de dos tipos celulares cualesquiera encontrando rápidamente aquellos genes que poseen un patrón de expresión diferencial. De este modo es posible detectar genes específicamente activados en células que han sufrido algún tipo de diferenciación, como células de diferentes tejidos, tumorales, sometidas a ciertos tratamientos, etc.

Los microchips proveen una revolucionaria herramienta para explorar la expresión génica y el análisis de secuencias tanto en la investigación básica como aplicada.

Secuenciación del DNA

La secuenciación del DNA es la determinación de la secuencia de nucleótidos de una molécula de DNA. Se usan dos técnicas principales de secuenciación: una implica métodos enzimáticos y la otra métodos químicos.

La secuenciación depende de la disponibilidad de copias múltiples de un fragmento de DNA, obtenidas por clonado de un segmento producido por digestión con enzimas de restricción o por la técnica de PCR. Esta técnica se vale de oligonucleótidos sintéticos y de una DNA polimerasa termoestable.

Combinando la información de la secuenciación de distintos fragmentos del mismo DNA producidos por diferentes enzimas de restricción, los biólogos moleculares pueden determinar la secuencia completa de un segmento largo de DNA (como por ejemplo un gen entero).

Existen dos métodos de secuenciación. En la secuenciación de un segmento de una molécula de DNA por el método de Maxam y Gilbert, el segmento de cadena simple (presente en múltiples copias) se marca radiactivamente en el extremo 5'. La solución que contiene al DNA marcado se divide en cuatro porciones, cada una de las cuales se somete a un tratamiento químico diferente para romper las moléculas en una sola de las cuatro bases nitrogenadas. Con los fragmentos resultantes se realiza una electroforesis en un gel de poliacrilamida desnaturalizante, en el que se separan fragmentos que difieren incluso en un nucleótido de longitud. Combinando la información obtenida con cada reacción, se puede inferir la secuencia del segmento completo.

En la secuenciación por el método enzimático, se procede en varias etapas. En una primera etapa, el oligonucleótido iniciador marcado radiactivamente se aparea con el DNA de simple cadena a secuenciar y se inicia la síntesis de la cadena complementaria por parte de la DNA polimerasa. La mezcla en la que se producirá la reacción de síntesis se separa en 4 tubos, cada uno de los cuales contiene, además, uno de los nucleótidos terminadores (ddATP, ddCTP, ddGTP o ddTTP). Estos son dideoxinucleótidos que carecen del OH- en la posición 3', por lo que, una vez que son agregados a la cadena que se está sintetizando, no pueden reaccionar con ningún otro nucleótido y se transforman, así, en el último nucleótido de la cadena.

En una segunda etapa, los productos de reacción son sembrados en la parte superior de un gel, en "calles" separadas. Luego de la corrida electroforética, se realiza la autorradiografía del gel que permite leer la secuencia complementaria del DNA original. En el recuadro que se encuentra a la izquierda de la fotografía del gel, que esquematiza la cuba electroforética, se señalan las posiciones de los fragmentos de DNA de una porción aumentada del gel. Las posiciones de los fragmentos de DNA permiten leer la secuencia de nucleótidos incógnita de la sigueiente manera: por ejemplo, si el un fragmento de un solo nucleótido, que se ubica en la primera posición en la calle correspondiente a la guanina indica que el primer nucléotido de la secuencia contiene, como base nitrogenada, una guanina.

De la misma manera, si buscamos en qué calle se ubica el fragmento de dos nucleótidos, verificaremos que el segundo nucléotido de la secuencia contiene, como base nitrogenada, también una guanina. De esta manera, se puede deducir, a partir de la ubicación de los fragmentos en el gel, la secuencia de nucleótidos complementarios de la cadena incógnita. La secuencia completa de nucleótidos se presenta a la derecha del recuadro que esquematiza el gel y es: 5' GGACAATTGT 3'.

La secuenciación depende de la disponibilidad de copias múltiples de un fragmento de DNA, obtenidas por clonado de un segmento producido por digestión con enzimas de restricción o por la técnica de PCR. Esta técnica se vale de oligonucleótidos sintéticos y de una DNA polimerasa termoestable.

Combinando la información de la secuenciación de distintos fragmentos del mismo DNA producidos por diferentes enzimas de restricción, los biólogos moleculares pueden determinar la secuencia completa de un segmento largo de DNA (como por ejemplo un gen entero).

Biotecnología

El término biotecnología fue creado en 1917 por el ingeniero húngaro Karl Ereky para describir procesos en los que se formaban productos a partir de materiales crudos, con la ayuda de la actividad metabólica de organismos vivos. Hoy el término biotecnología engloba todo tipo de producción industrial de "bienes y servicios" por medio de procesos que utilizan organismos, sistemas o procesos biológicos.

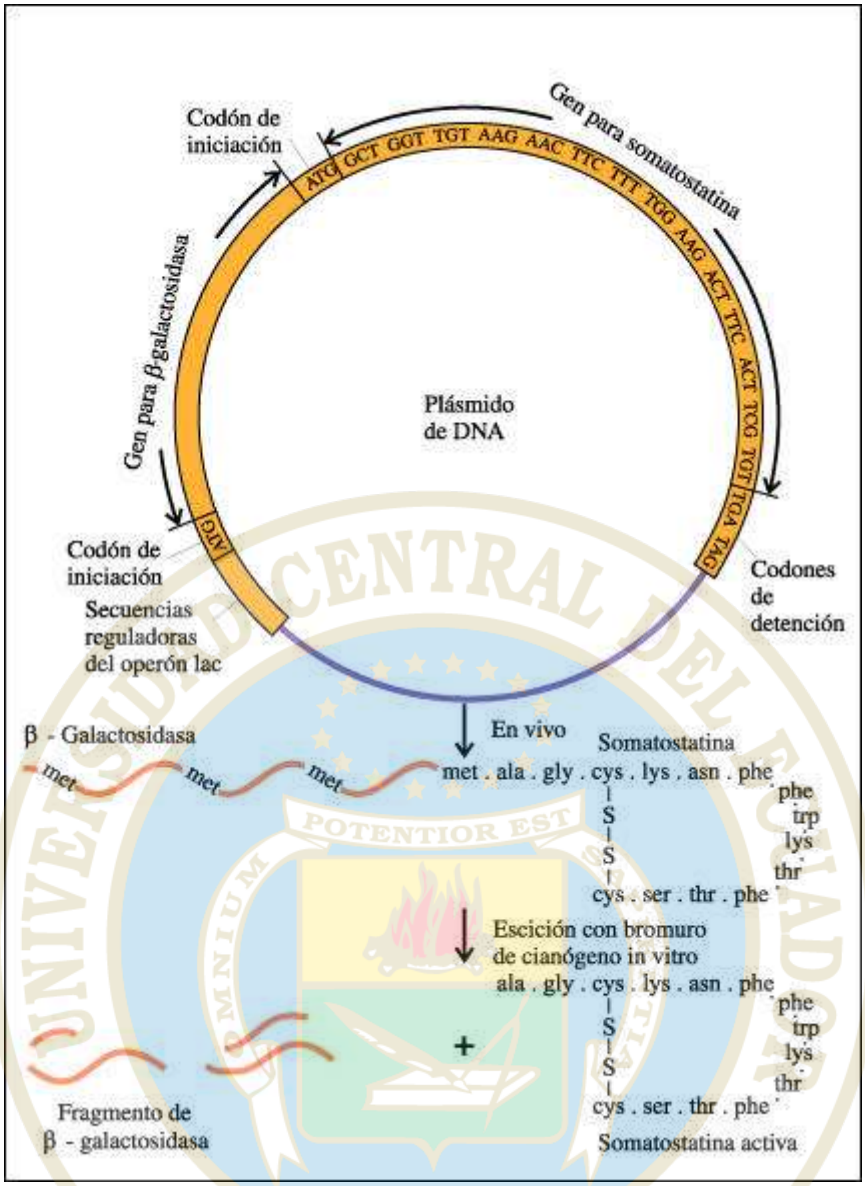
Las técnicas de DNA recombinante permiten la construcción de vectores, portadores de genes específicos, que son introducidos en células bacterianas, las cuales sintetizan las proteínas codificadas por los genes.

La primera síntesis de una proteína de mamífero en una célula bacteriana fue realizada usando el gen para la hormona somatostatina, una proteína pequeña de sólo 14 aminoácidos que podía ser detectada en cantidades muy pequeñas.

Más recientemente, se ha logrado introducir en células bacterianas genes para otras proteínas útiles en medicina, que han funcionado correctamente para la síntesis de las proteínas codificadas. Los plásmidos utilizados para la expresión de proteínas foráneas se conocen con el nombre de vectores de expresión. Un ejemplo es el gen para la insulina humana. Otro es el gen para la somatotropina u hormona de crecimiento, que se utiliza para tratar cierta forma de enanismo en los niños.

Desde el punto de vista económico, la síntesis bacteriana de otras proteínas es de importancia creciente. Por ejemplo, la enzima renina, que se extrae del estómago de terneros y se usa en la industria láctea para elaborar queso, ha sido producida por tecnología de DNA recombinante. Más recientementese ha logrado inducir la síntesis bacteriana de la enzima celulasa, producida en la naturaleza por ciertos hongos. Esta enzima convierte a la celulosa, que no es digerible por la mayoría de los organismos, en glucosa, la molécula alimenticia de gran importancia.

Las vacunas contra enfermedades virales son otro producto importante de la biotecnología. Todos los virus, como se sabe, consisten en ácido nucleico envuelto por una cubierta proteínica. Son las proteínas exteriores del virus las que determinan si el virus puede unirse o no a la célula blanco y penetrar en ella. En el torrente sanguíneo de los animales, estas proteínas del virus, reconocidas como extrañas por células del sistema inmune, generan la formación de anticuerpos, moléculas que desempeñan un papel central en la inmunidad futura contra el virus. La mayoría de las vacunas se hacen utilizando partículas virales inactivas o modificadas. Las vacunas producidas exclusivamente a partir de las proteínas virales externas sintetizadas en bacterias son más seguras dado que, sin el ácido nucleico viral, no puede ocurrir contaminación de la vacuna por partículas infectivas.



El proyecto de la somatostatina.

Un gen para somatostatina sintetizado artificialmente se fusiona con el gen para la beta-galactosidasa de un plásmido bacteriano. Introducido en E. coli, este plásmido dirige la síntesis de una proteína híbrida, que comienza como betagalactosidasa, pero termina como somatostatina. El bromuro de cianógeno escinde la proteína en el sitio de la metionina, liberando así la hormona intacta, junto con muchos fragmentos de beta-galactosidasa, de los que puede ser separada. Leyendo en el sentido del movimiento de las agujas del reloj, la secuencia de nucleótidos que se muestra en este diagrama es la secuencia 5' a 3' de la cadena inactiva de la doble hélice de DNA. Es complementaria de la cadena molde a partir de la cual se transcribe el mRNA y, con excepción de la sustitución de la timina por uracilo, es idéntica a la secuencia 5' a 3' de la molécula de mRNA transcripta.

Transferencia de genes

La metodología del DNA recombinante, que permite la modificación de plásmidos para transferir genes tanto a células procarióticas como a células vegetales, se

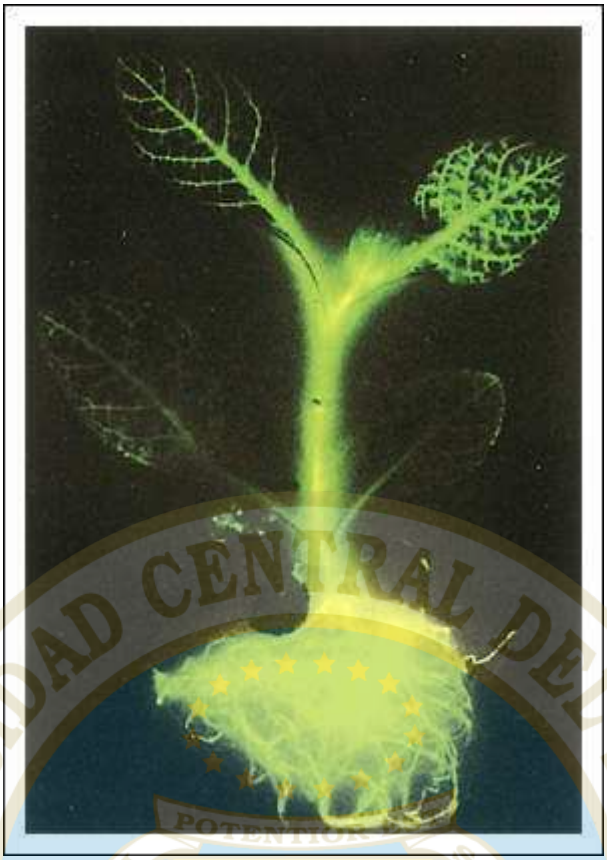
utiliza para desarrollar vectores adecuados para la transferencia de genes a otros organismos eucarióticos.
Uno de los problemas técnicos con que se tropieza cuando se intenta transferir genes, es saber si un gen determinado realmente ha sido introducido en una nueva célula hospedadora y, si una vez transferido, está dirigiendo la síntesis de proteína.



Agallas de corona creciendo sobre un tallo de tabaco.

El Agrobacterium tumefacienses una bacteria común del suelo que infecta a las plantas, produciendo una tumefacción o tumor del tejido, conocido como agalla de corona. Las investigaciones han mostrado que la causa de esta agalla no es el A. tumefaciens mismo, sino un plásmido relativamente grande contenido en la bacteria. Parte de este plásmido, que se conoce como Ti (inductor de tumor), se integra al DNA de la célula vegetal hospedadora.

Para tratar de comprender de qué manera el plásmido Ti ejerce sus efectos, se ha usado la tecnología de DNA recombinante para examinar sus genes. Tres de sus genes, según se ha encontrado, rigen la síntesis de hormonas vegetales, que actúan directamente sobre las células de la agalla para promover su crecimiento. Uno o más genes adicionales subvierten la maquinaria celular para producir aminoácidos particulares, llamados opinas, que pueden ser utilizados por las células de la agalla, pero no por las células normales. Además, las opinas actúan, de alguna manera, como "afrodisíacos moleculares", incrementando la conjugación bacteriana y promoviendo así la diseminación del plásmido Ti en bacterias no infectadas. En efecto, el Ti asume y dirige las actividades de sus dos hospedadores, las células bacterianas y las células vegetales, para promover su propia multiplicación. El plásmido Ti ha suscitado considerable atención no sólo a raíz de sus notables propiedades, sino también por ser un vector potencial para transportar genes útiles a plantas cultivadas.



Un caso interesante de transferencia de genes se ilustra en este notable experimento en el que aislaron el gen para la enzima luciferasa de las luciérnagas.

El sustrato para la enzima luciferasa es una proteína llamada luciferina. En presencia de oxígeno, la luciferina junto con luciferasa y ATP producen bioluminiscencia, como se ve en el destello de la luciérnaga. El gen de la luciferasa fue clonado en E. coli y luego empalmado en el cromosoma de un virus vegetal, lo cual le suministró una secuencia regulatoria. El cromosoma viral modificado se insertó luego en plásmidos Ti, los plásmidos fueron transferidos a las bacterias y las bacterias se incubaron con células foliares del tabaco. Las células formaron una masa de tejido, conocido como callo, a partir del cual se obtuvieron nuevas plantas en medio de crecimiento adecuado. Las nuevas plantas fueron regadas con una solución que contenía luciferina y al cabo de un tiempo las plantas resplandecían.

Capítulo 17. **La genética molecular de los eucariotas**

Con la ayuda creciente de las herramientas de la tecnología del DNA recombinante, progresaron los estudios de genética molecular de los eucariotas y la distancia

entre los eucariotas y los procariotas, en vez de disminuir, se fue ampliando. En primer lugar, el cromosoma eucariótico difiere en muchos aspectos del cromosoma procariótico. Las investigaciones realizadas sobre estos organismos a nivel molecular develaron también muchas diferencias importantes entre el genoma de los eucariotas y de los procariotas.

La regulación de la expresión génica en los procariotas está relacionada fundamentalmente con el ajuste fino de la maquinaria metabólica de la célula, y es llevada a cabo activando o reprimiendo la expresión de ciertos genes, en respuesta a cambios en los nutrientes en el ambiente. La regulación génica en los eucariotas, especialmente en los multicelulares, es muy diferente.

Un organismo multicelular usualmente inicia su vida en forma de huevo fecundado, el cigoto. El cigoto se divide repetidamente produciendo muchas células que se diferencian y cada tipo celular comienza a producir proteínas característicamente diferentes que lo distinguen de otros tipos de células. A su vez, un mismo tipo celular puede producir variantes de las proteínas que sintetiza en distintas etapas del desarrollo del organismo. Sin embargo, toda la información genética originalmente presente en el cigoto también está presente en cada célula diploide del organismo. Resulta claro que la diferenciación de las células de un organismo multicelular depende de la inactivación de ciertos grupos de genes y de la activación de otros, es decir, de una regulación de la expresión.

La expresión de los genes puede ser regulada en distintas etapas del camino que conduce desde el DNA a las proteínas. Las investigaciones en eucariotas han demostrado que, como en el caso de los procariotas, el genoma eucariótico contiene un sorprendente arreglo de elementos genéticos móviles. El análisis del cromosoma eucariótico ha revelado que éste también está sujeto a reordenamientos, deleciones y adiciones.

En ocasiones, las células escapan a los factores que regulan el crecimiento celular normal. En consecuencia, las células se multiplican sin control, amontonándose, invadiendo y destruyendo otros tejidos. En estos casos se produce el cáncer. Hay varias evidencias que han relacionado el desarrollo del cáncer con cambios en el material genético. Los virus pueden provocar cambios en la constitución genética de la célula y algunos pueden causar cáncer. Más aun, todos los virus conocidos causantes de cáncer son virus que introducen información en los cromosomas de las células hospedadoras. Estos incluyen tanto virus con genoma de DNA como retrovirus con genoma de RNA. El descubrimiento del papel de la transcriptasa inversa forjó el eslabón crucial entre los retrovirus y los cromosomas de las células eucarióticas.

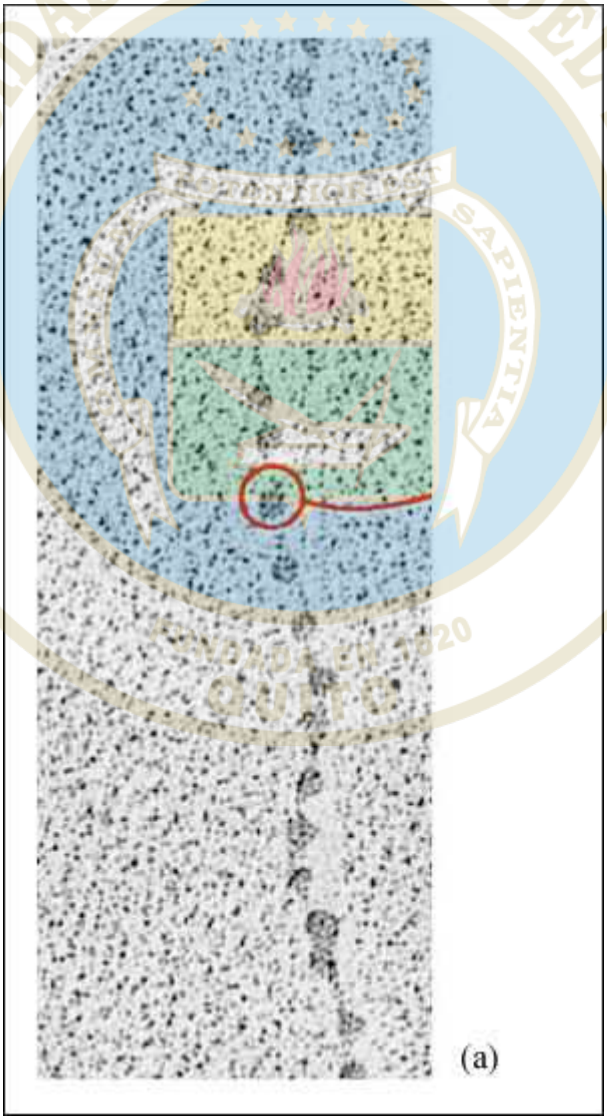
El mayor anhelo relativo a las aplicaciones basadas en la tecnología del DNA recombinante es que en algún tiempo futuro sea posible corregir defectos genéticos sustituyendo genes "malos " por genes "buenos". Esta es una tarea enormemente compleja. Requiere primero la preparación de un gen que será captado por una célula eucariótica, incorporado a un cromosoma, y luego expresado, pero esto es sólo el comienzo. El nuevo gen debe establecerse en un gran número de células del tipo apropiado y quedar sujeto a los complicados, y todavía grandemente desconocidos, controles del gen normal.

Se han desarrollado técnicas que permiten la transferencia de genes a células eucarióticas. Las células se hacen crecer en cultivo en tubos de ensayo y se transfieren a óvulos fecundados de ratón y de otras especies de mamíferos y a embriones de Drosophila.

En cada uno de estos casos, genes extraños han sido incorporados y expresados en el nuevo hospedador. En los últimos años también se desarrollaron técnicas que permiten obtener copias idénticas de organismos, los clones.

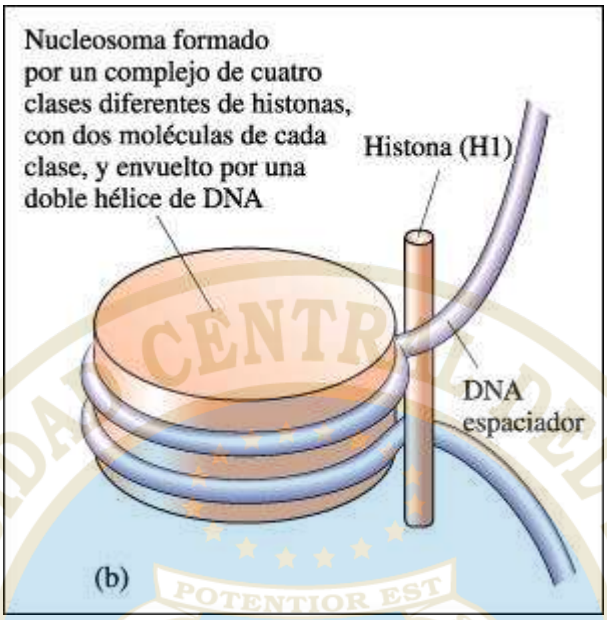
El cromosoma eucariótico

El DNA eucariótico siempre está asociado con proteínas, que constituyen más de la mitad del peso del cromosoma. La mayoría de estas proteínas son histonas, moléculas relativamente pequeñas con carga positiva. La molécula de DNA se envuelve alrededor de núcleos formados por ocho moléculas de histonas, para formar nucleosomas, las unidades de empaquetamiento básico del DNA de los eucariotas. Los nucleosomas se empaquetan unos sobre otros formando una estructura más condensada -la fibra de 30 nanómetros- que se encuentra tanto en la cromatina en la etapa de interfase como en los cromosomas que entran en mitosis. El DNA puede tomar in vitro la forma de B-DNA (la hélice dextrógira descrita por Watson y Crick), A-DNA (una hélice dextrógira menos fuertemente enrollada) o Z-DNA (una hélice levógira). Las distintas formas del DNA podrían coexistir in vivo, con distintas funciones biológicas.

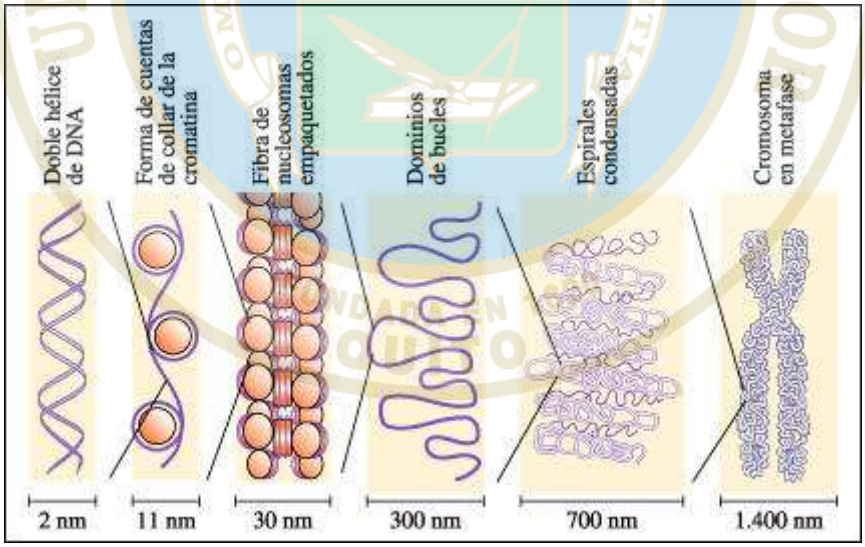


a) Cromatina que se ha descondensado para mostrar los nucleosomas a modo de cuentas.

La distancia entre los nucleosomas es entre 10 y 11 nanómetros y el diámetro de cada cuenta es aproximadamente de 7 nanómetros. El centro de cada nucleosoma está compuesto por alrededor de 140 pares de bases de DNA y un conjunto de ocho moléculas de histona. La cadena que une los núcleos de los nucleosomas contiene otros 30 ó 60 pares de bases.



b) Estructura de un nucleosoma. El DNA negativamente cargado se enrolla dos veces alrededor de un centro de proteínas cargadas positivamente. Una molécula de histona Hl (también cargada positivamente) se une a la superficie externa del nucleosoma.



Etapas en el plegamiento de un cromosoma, según varios modelos.

La replicación del DNA en los eucariotas es igual, en principio, a la replicación del DNA de los procariotas. Los nucleótidos en la forma de trifosfatos se acoplan a lo largo de una cadena molde de DNA en la forma semiconservativa. Como en los procariotas, en la síntesis de las cadenas complementarias, las DNA polimerasas operan solamente en una dirección''; la cadena complementaria a la otra hebra madre ''se sintetiza como una serie de fragmentos de Okazaki, que luego se unen por la acción de la enzima DNA ligasa.

En el cromosoma procariótico circular, comparativamente pequeño, la replicación comienza en un único origen y procede bidireccionalmente a lo largo de dos horquillas de replicación.

Las histonas ensambladas en los nucleosomas raramente se separan del DNA, por lo tanto, a medida que la horquilla de replicación avanza debe, de alguna manera, pasar a través de los nucleosomas parentales. Se cree que cada nucleosoma se desenrolla transitoriamente, permitiendo que la DNA polimerasa copie el DNA nucleosomal desenrollado. El DNA recién sintetizado hereda parte de las viejas histonas pero requiere también de nuevas histonas para empaquetarse y formar la cromatina. En cuanto se sintetiza, el DNA eucariótico forma los nucleosomas y se asocia también con otras proteínas compactándose en los niveles superiores de condensación.

El genoma eucariótico

El examen del DNA de las células eucarióticas reveló cuatro sorpresas principales. En primer lugar, con algunas pocas excepciones, en una misma especie, los individuos tienen la misma cantidad de DNA en cada una de sus células diploides (lo cual no es sorprendente), pero las variaciones entre las diferentes especies son enormes.

En segundo lugar, en cada célula eucariótica parece haber un gran exceso de DNA, o por lo menos de DNA cuyas funciones son desconocidas. Se estima que en las células eucarióticas menos del 10% de todo el DNA codifica para proteínas; en los seres humanos, esta cifra puede disminuir hasta el 1%. Por contraste en los procariotas y más aun en los virus, excepto por las secuencias reguladoras o secuencias señal, virtualmente todo el DNA se expresa.

En tercer lugar, casi la mitad del DNA de la célula eucariótica consiste en secuencias de nucleótidos que se repiten centenas, o hasta millones de veces. Esto fue un descubrimiento particularmente sorprendente. En E. coli, que ha sido por largo tiempo el modelo para los genetistas moleculares, cada molécula de DNA cromosómico contiene típicamente sólo una copia de cualquier gen dado; las principales excepciones son los genes que codifican los RNA ribosómicos. Además, este hallazgo fue sorprendente porque, de acuerdo con la genética mendeliana, un gen está presente solamente dos veces por cada célula encariótica diploide, no en una multitud de copias. Los estudios de hibridación y secuenciación han mostrado tres clases de DNA eucariótico. Las repeticiones múltiples de secuencias de nucleótidos cortas, dispuestas característicamente en tándem, se conocen como DNA de secuencia simple. El DNA de secuencia simple está asociado con la heterocromatina fuertemente condensada en la región del centrómero. Las repeticiones más largas, habitualmente dispersas en el cromosoma, se conocen como DNA de repetición intermedia. El DNA de repetición intermedia incluye múltiples copias de los genes que codifican para los RNA ribosomal, RNA de transferencia e histonas. La tercera clase, el DNA de copia única, constituye hasta el 70% del DNA cromosómico en los seres humanos y dentro de esta fracción se encuentra el DNA que codifica para la mayor parte de las proteínas. Los datos actuales indican que sólo un 1% del genoma humano puede traducirse a proteína.

La cuarta sorpresa, y tal vez la más inesperada de todas, fue que las secuencias de genes eucarióticos que codifican para proteínas habitualmente no son continuas, sino que están interrumpidas por secuencias no codificadoras.

Las secuencias no codificadoras que producen interrupciones dentro de un gen se conocen como secuencias interpuestas o intrones, y las secuencias codificadoras, aquellas que se expresan, son llamadas exones.

Aunque los intrones se transcriben a RNA en el núcleo, no están presentes en el mRNA en el citoplasma y, así, no se traducen a proteínas. Los exones son los segmentos que están presentes en el mRNA citoplásmico y que se traducen a proteína.

Algunos genes estructurales, como los que codifican para las cadenas polipeptídicas de las moléculas de hemoglobina, forman familias génicas. Los genes individuales de la familia difieren ligeramente en sus secuencias de nucleótidos; en consecuencia, las proteínas que ellos codifican difieren ligeramente en estructura y en propiedades biológicas. Algunos miembros de las familias génicas no se expresan, supuestamente a raíz de mutaciones deletéreas; estas secuencias de DNA se conocen como pseudogenes. Se cree que las familias génicas tienen sus orígenes en duplicaciones génicas que ocurrieron como resultado de "errores" de recombinación, seguidos por diferentes mutaciones en diferentes copias del gen.

La regulación de la expresión génica en los eucariotas

Los biólogos están comenzando a comprender algunos aspectos de la regulación de la expresión génica en eucariotas. Durante el desarrollo embrionario, diferentes grupos de genes se activan o inactivan en diferentes tipos de células. Una variedad de proteínas reguladoras específicas desempeñan papeles centrales en la regulación de la expresión génica. Para poder iniciar la transcripción, la RNA polimerasa requiere que un grupo de proteínas, llamadas factores generales de transcripción, se ensamblen en la región promotora del gen que se va a transcribir. Esto permite la unión de la RNA polimerasa y la posterior transcripción.

Si bien en los procariotas también se da una regulación a este nivel, se hace cada vez más claro que este nivel de control de la transcripción es mucho más complejo en los eucariotas, en particular, en los multicelulares. En un organismo multicelular, un gen parece responder a la suma de muchas proteínas regulatorias diferentes, algunas de las cuales tienden a activar el gen y otras a desactivarlo. Los sitios en los cuales se unen esas proteínas regulatorias pueden estar a centenares o miles de pares de bases de distancia de la secuencia promotora en la que se une la RNA polimerasa. Entre estas secuencias regulatorias, se cuentan las secuencias denominadas enhancers, a las que se unen las proteínas que activan la transcripción.

Muchas evidencias indican que el grado de condensación del DNA del cromosoma, que se observa mediante la tinción de la cromatina, desempeña un papel principal en la regulación de la expresión génica en las células eucarióticas. La tinción revela dos tipos de cromatina: la eucromatina y la heterocromatina. Durante la interfase, la heterocromatina permanece condensada, pero la eucromatina se vuelve más laxa. La transcripción del DNA a RNA ocurre solamente durante la interfase, cuando la eucromatina está laxa.

Algunas regiones heterocromáticas son constantes de célula a célula y nunca se expresan. Este tipo de heterocromatina se denomina heterocromatina constitutiva. Un ejemplo es la cromatina altamente condensada, localizada en la región del centrómero del cromosoma. Esta región, que no codifica para proteínas, desempeña un papel estructural en el movimiento de los cromosomas durante la mitosis y la meiosis.

Otras regiones de cromatina condensada, por el contrario, varían de un tipo de célula a otro dentro del mismo organismo, reflejando la biosíntesis de diferentes proteínas por diferentes tipos de células. Además, cuando las células se diferencian durante el desarrollo embrionario, la proporción de heterocromatina aumenta respecto de la de eucromatina a medida que la célula se vuelve más especializada.

Otro factor que está involucrado en la regulación génica es la metilación de las bases nitrogenadas citosinas, que ocurre después de la replicación. La metilación diferencial de ciertos genes en ambos sexos, que ocurre durante la gametogénesis, la impronta genómica, desempeña un papel en el desarrollo temprano del embrión.

Transcripción, procesamiento de mRNA y síntesis de proteínas en eucariotas

Una célula eucariota regula las proteínas que sintetiza controlando:

1) el momento y la frecuencia con que un determinado gen es transcripto (control transcripcional);

2) el procesamiento del mRNA transcripto (control de procesamiento de mRNA);

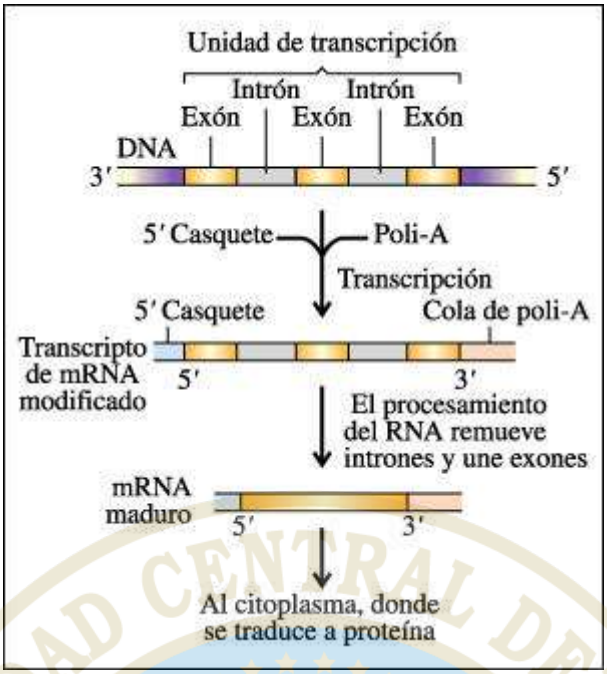
3) las moléculas de mRNA que son exportadas del núcleo al citoplasma (control de transporte del mRNA);

4) los mRNA que son traducidos por los ribosomas en el citoplasma (control de traducción);

5) la vida media del mRNA (control de degradación del mRNA) y

6) la activación e inactivación de proteínas (control de la actividad de las proteínas). De todas estas etapas de regulación, la primera es la que resulta más económica para la célula. La transcripción en los eucariotas difiere de la de los procariotas en varios aspectos.

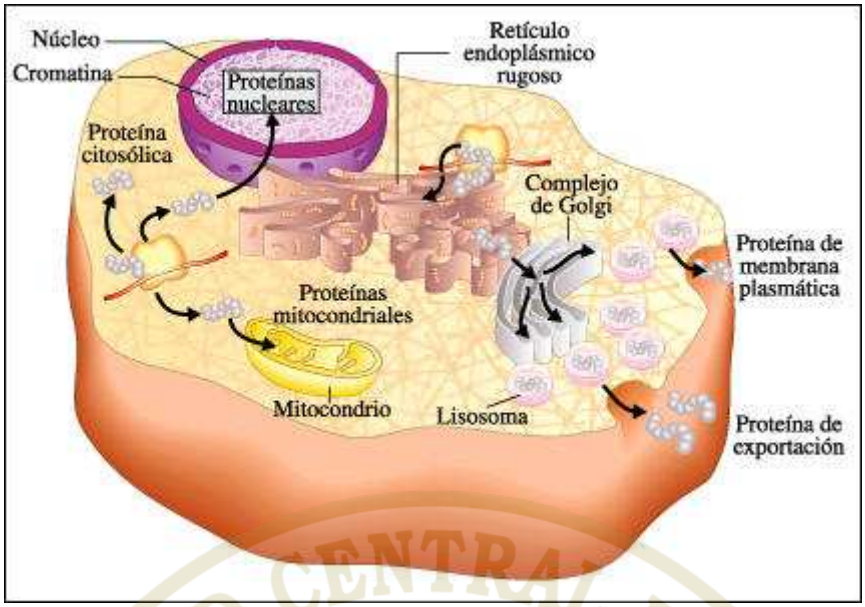
En la transcripción de los eucariotas están implicadas tres RNA polimerasas diferentes, cada una especializada en transcribir distintos tipos de genes. Además, se requieren factores generales de transcripción, que permiten la unión de las RNA polimerasas al promotor, así como una multiplicidad de proteínas regulatorias. Además, en los eucariotas los genes estructurales no están agrupados en operones como lo están frecuentemente en los procariotas; la transcripción de cada gen se regula por separado y cada gen produce un transcripto de RNA que contiene la información codificada de un solo producto. Los transcriptos de RNA se procesan en el núcleo y producen las moléculas maduras de mRNA que pasan al citoplasma a través de los poros nucleares. Este procesamiento incluye la adición de un casquete de metilguanina (CAP) al extremo 5' de la molécula y de una cola de poli-A al extremo 3', así como la remoción de los intrones, en un proceso conocido como empalme o "splicing". El empalme alternativo de transcriptos de RNA idénticos en diferentes tipos de células puede producir diferentes moléculas de mRNA maduro que se traducen en diferentes polipéptidos.



Resumen de las etapas en el procesamiento del mRNA transcripto a partir de genes estructurales de los eucariotas.

La información genética codificada en el DNA se transcribe a una copia de RNA (transcripto primario). Esta copia luego se modifica con la adición del casquete 5' (CAP) y la cola de poli-A, la escisión de los intrones y la unión de los exones (splicing). El mRNA maduro luego va al citoplasma, donde se traduce a proteínas.

La traducción a proteínas es similar a la de procariotas, con algunas diferencias en el reconocimiento de los mRNA por los ribosomas, en la formación del complejo de iniciación y en el número de factores proteicos que participan en la iniciación, elongación y terminación. La síntesis de proteínas comienza siempre en ribosomas libres en el citosol y señales presentes en la cadena polipeptídica determinan las modificaciones posteriores y su localización final. Las proteínas destinadas al sistema de endomembranas (retículo endoplásmico, complejo de Golgi o lisosomas), a la membrana plasmática o de exportación se sintetizan en ribosomas que se asocian transitoriamente a membrana del retículo endoplásmico y son translocadas al lúmen donde se les agrega una cadena corta de azúcares. La glucosilación de las proteínas finaliza en el complejo de Golgi, donde son clasificadas y empaquetadas en vesículas que las conducen a su localización final.

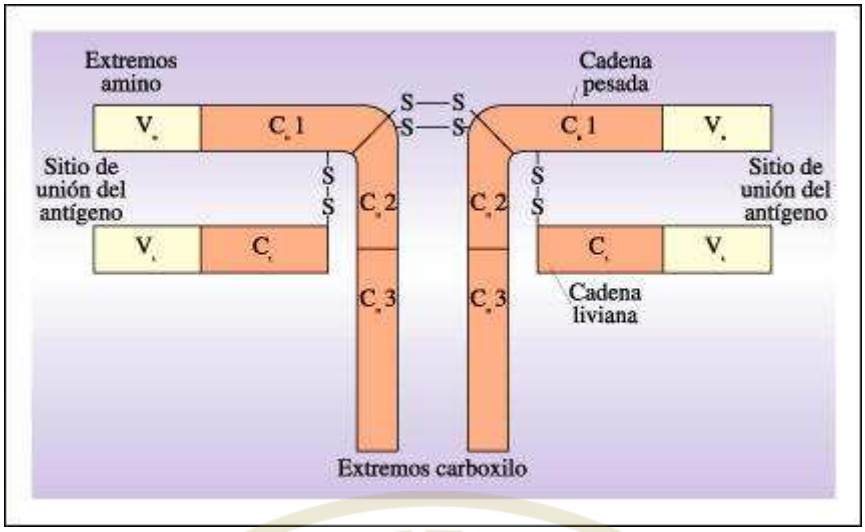


Resumen del camino de algunas de las proteínas que se sintetizan en el retículo endoplásmico rugoso o en ribosomas libres. En esta figura, los ribosomas en los que se están sintetizando proteínas no estan dibujados a escala (en realidad son mucho mas chicos, como los que se muestran sobre el REG).

Genes en movimiento

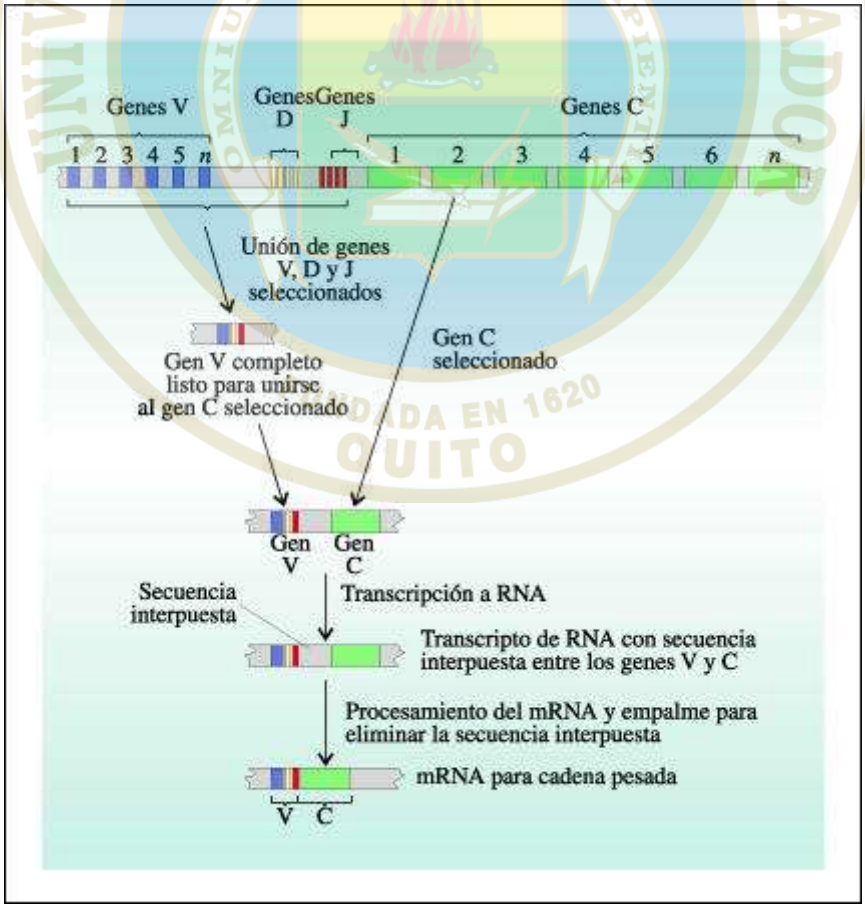
Hay genes que se mueven hacia adentro y hacia afuera del genoma bacteriano, afectando tanto su estructura como su función. El análisis del cromosoma eucariótico ha revelado que éste también está sujeto a reordenamientos que afectan tanto su estructura como su función.

Los genes funcionales de anticuerpos se forman durante la diferenciación de los linfocitos por el reordenamiento de secuencias génicas que codifican para diferentes partes de la molécula del anticuerpo. Los virus, que incluyen tanto a los virus con genoma de DNA como a los retrovirus con genoma de RNA, pueden integrarse al cromosoma eucariótico; entonces se conocen como provirus. La incorporación de la información genética llevada por los retrovirus con genoma de RNA depende de la transcripción del RNA a DNA, que está catalizada por la transcriptasa inversa. Los transposones eucarióticos se asemejan a los de los procariotas en que, al insertarse en el genoma, activan o inactivan genes, ya sea interrumpiendo las secuencias codificadoras o interfiriendo con la regulación. Como en los procariotas, los transposones pueden no moverse en realidad, sino generar una copia que se integra en otro lugar del genoma. Muchos transposones eucarióticos, los retrotransposones, difieren más notablemente de los de los procariotas en que primero se transcriben a RNA y luego nuevamente a DNA, antes de insertarse en otro sitio del cromosoma.



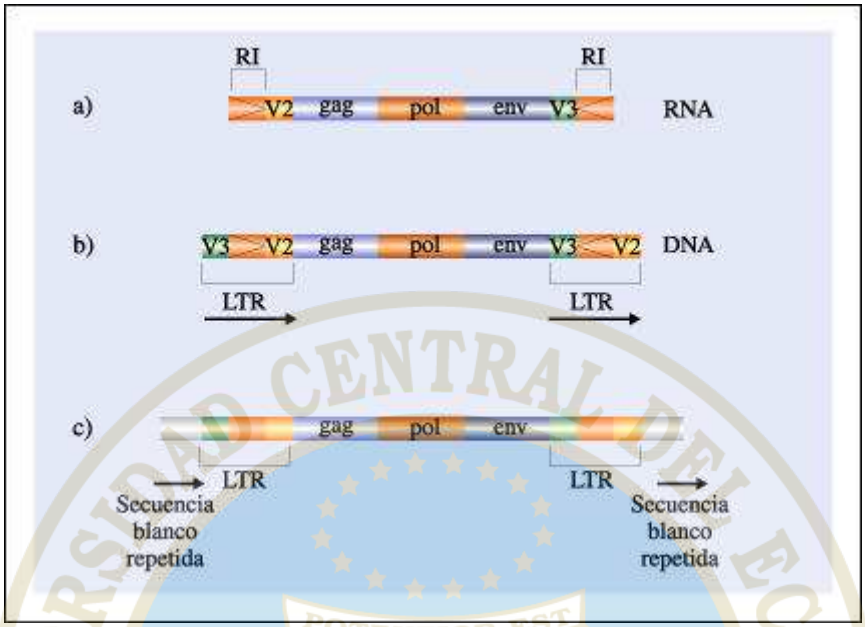
Estructura de una molécula de anticuerpo.

La molécula de anticuerpo tiene dos cadenas polipeptídicas livianas (L) y dos cadenas pesadas (H), cada una de las cuales tiene una región variable (V) (en color amarillo) y una región constante (C) (en color rosa). Las cadenas polipeptídicas se conectan entre sí por puentes disulfuro (S-S). Las regiones variables de las cadenas livianas y pesadas forman una estructura tridimensional compleja, que es la porción de la molécula de anticuerpo que reconoce a los antígenos extraños y se une a ellos.



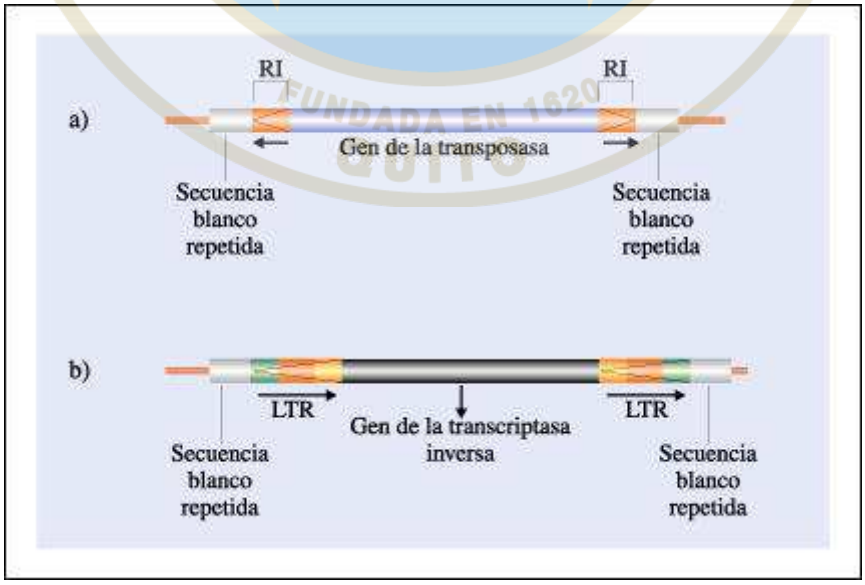
Representación esquemática del ensamble de los genes que codifican una cadena pesada de anticuerpo.

Los genes variables (V), de diversidad (D) y de unión (J) seleccionados son transpuestos de diferentes regiones del cromosoma para formar un gen variable completo, que luego se une a uno de los genes constantes (C). La secuencia interpuesta (intrón) entre las secuencias constante y variable se elimina del transcripto de RNA para dar la molécula de mRNA terminada.



Esquema del genoma de un retrovirus.

En a) se muestra el RNA viral, con los genes gag, pol y env que codifican respectivamente para las proteínas de la cápside, la transcriptasa inversa y las proteína de envoltura. Los extremos terminales son secuencias con repeticiones invertidas. Cuando el RNA viral se copia a DNA (b), los extremos forman las repeticiones terminales largas (LTR). c) Al integrarse al genoma de la célula hospedadora (provirus), se produce una duplicación de la secuencia blanco en el sitio de inserción.



Esquema de un transposón y un retrotransposón eucarióticos.

a. Transposón cuya región central es una secuencia de DNA, a menudo de varios miles de pares de bases de longitud, que contiene un gen que codifica para la transposasa (la enzima que inserta el transposón en el cromosoma hospedador, cortando y empalmando el DNA hospedador). Este segmento también puede llevar otros genes que codifican para otras proteínas. Los genes centrales están flanqueados por repeticiones invertidas (R1) que son imágenes especulares; si una, por ejemplo, es AATG, la otra será GTAA. Las repeticiones invertidas son la secuencia de reconocimiento para las transposasas.

b. Retrotransposón. La región central contiene un gen que codifica para la transcriptasa inversa. Está flanqueado por repeticiones terminales largas (LTR) directas. Las repeticiones directas son copias de un segmento corto (de 5 a 10 pares de bases) del DNA hospedador.

Genes, virus y cáncer

Hay varias evidencias que han relacionado durante mucho tiempo el desarrollo del cáncer con cambios en el material genético. Primero, una vez que una célula se ha transformado en cancerosa, todas las células hijas son cancerosas; en otras palabras, el cáncer es una propiedad heredada de las células. Segundo, anormalidades cromosómicas, como deleciones y translocaciones, son frecuentemente visibles en las células cancerosas. Tercero, la mayoría de los carcinógenos (agentes que se sabe que causan cáncer, como los rayos X, la radiación ultravioleta, el humo del tabaco y una variedad de productos químicos) son también mutágenos.

El cáncer se considera a menudo un grupo de enfermedades antes que una única enfermedad porque, con pocas excepciones, cualesquiera de los 200 o más tipos celulares del cuerpo humano puede transformarse en un tejido maligno. El comportamiento de las células y el pronóstico de la enfermedad dependen del tipo de células que se hayan transformado en malignas.

Las técnicas de DNA recombinante han permitido a los biólogos moleculares estudiar algunos de los cambios de los cromosomas eucarióticos que llevan al cáncer. Estos estudios habitualmente se llevan a cabo en células que crecen en cultivos de tejido. Cuando estas células se exponen a un agente cancerígeno, como un virus, pueden sufrir cambios característicos en sus patrones de crecimiento y en su forma. Se dice que esas células han sufrido una transformación. Las células transformadas pueden producir cánceres cuando se transplantan a animales de laboratorio. Estudios de células transformadas han descubierto un grupo de genes conocidos como oncogenes. Los oncogenes (genes c-onc) se asemejan mucho a ciertos genes normales (protooncogenes) de las células eucarióticas en las cuales se encuentran. De acuerdo con la hipótesis del oncogén, el cáncer es causado cuando algo funciona mal en la expresión de estos protooncogenes celulares normales, como resultado de mutaciones en los propios genes, cambios en la regulación génica, o ambos. Cuando el protooncogen está alterado en alguno de esos modos, se denomina oncogén.

Todos los virus conocidos causantes de cáncer son virus que introducen información en los cromosomas de las células hospedadoras. Los virus pueden causar cáncer de tres maneras diferentes. Primero, simplemente por su presencia en el cromosoma, los virus pueden alterar la función de los genes normales. Segundo, los virus pueden codificar proteínas necesarias para la replicación viral que también afecten la regulación del ciclo celular.Tercero, algunos retrovirus pueden servir como vectores de oncogenes. De hecho, los oncogenes se descubrieron cuando el análisis genético de retrovirus causantes de cáncer reveló la presencia de genes que los

virus no necesitaban para su propia multiplicación. Se encontró posteriormente que las secuencias de nucleótidos de estos oncogenes virales (llamados v-onc) son equivalentes a algunos oncogenes que se encuentran en células tumorales (c-onc) y también causan la transformación maligna de las células. La estrecha vinculación entre los genes c-onc y los v-onc denota el origen de estos últimos que, probablemente, hayan sido capturados por el genoma viral del genoma de la célula hospedadora.

Hasta el momento se han descubierto aproximadamente 50 oncogenes. Sus productos génicos identificados son proteínas reguladoras, implicadas en el control del crecimiento celular o bien de la división celular. El estudio de los oncogenes no sólo nos está acercando al control de uno de nuestros más viejos y desagradables enemigos, sino que también está produciendo nueva información acerca de la cuestión fundamental de la regulación del crecimiento celular.

Transferencia de genes entre células eucarióticas

La transferencia de genes entre células comenzó cuando se quizo lograr que el genoma de las células eucarióticas incorporara en forma estable un DNA extraño y que éste se expresara en ellas. En el primer experimento de este tipo, se usó un virus como vector.

Posteriormente se encontró que, al exponer las células en cultivo a DNA purificado, precipitado con ion calcio (Ca2+), se estimula la captación de DNA. Aparentemente, algunas células (aproximadamente una en un millón) fagocitan el precipitado e incorporan el DNA. Pero surge el problema de identificar y seleccionar las células que han incorporado a su genoma el DNA extraño.

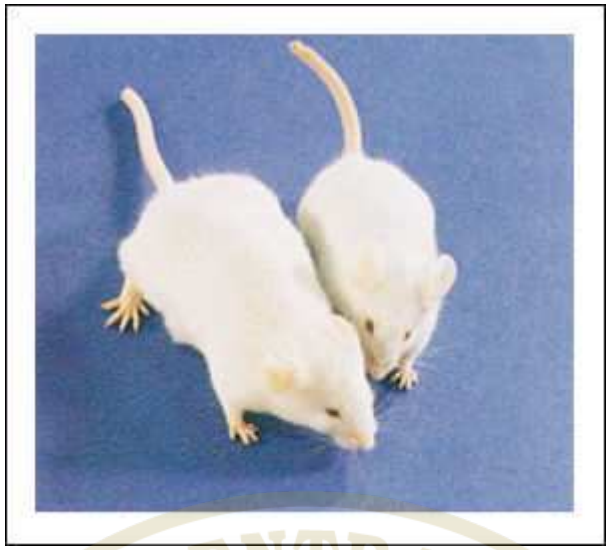
Existen métodos que facilitan la selección de las células que han incorporado el DNA extraño. En general, todos se basan en introducir en las células el gen extraño junto con un gen llamado "gen marcador". La incorporación y expresión del gen marcador, que puede ser un gen de resistencia a un antibiótico, confiere a las células la capacidad de crecer en un medio selectivo que frena el crecimiento de las células que no han incorporado el DNA.

Actualmente, la transferencia de DNA a células eucarióticas en cultivo, transfección, se realiza por varios métodos.

El desarrollo exitoso de técnicas para introducir genes en células en cultivo abrió nuevas posibilidades que llevaron al desarrollo de metodologías que permitieron introducir genes en animales. Esta idea se convirtió en realidad. Un animal que incorpora información genética nueva, por agregado de DNA extraño, se denomina transgénico y el gen incorporado se denomina transgén.

Por medio de la técnica de microinyección, se introdujeron genes extraños en óvulos fecundados. Esos genes extraños introducidos se han expresado en los organismos que se desarrollaron a partir de esos óvulos.

Por ejemplo, se combinó el gen de la hormona de crecimiento somatotropina humana con la porción reguladora de un gen de ratón y se inyectó en óvulos fecundados de ratón. Los ratones transgénicos resultantes crecieron hasta el doble del tamaño normal, indicando que el gen humano se había incorporado al genoma del ratón y estaba produciendo hormona de crecimiento. Dado que el DNA se había inyectado en los óvulos, apareció en todas las células, incluyendo las células germinales, y así pudo ser transmitido a la generación siguiente.



Estas dos hembras de ratón, son crías pequeñas de la misma camada. El óvulo fecundado del que se desarrolló la hembra de la izquierda fue inyectado con un gen que consistía en las secuencias promotora y reguladora de un gen de ratón combinadas con el gen estructural de la hormona de crecimiento humana.

Después de la integración, el nuevo gen en el genoma de la hembra de ratón de la figura anterior se transmitió a su progenie. En promedio, los ratones que expresan el nuevo gen crecen de 2 a 3 veces más rápido que los ratones que carecen de él y, como adultos, tienen el doble del tamaño normal.

Este tipo de procedimiento ha sido llevado a cabo con varios genes clonados. En general, la incorporación del gen extraño se produce por recombinación en sitios al azar. En uno de cada mil de esos eventos, el gen extraño reemplaza a su homólogo en el genoma receptor por recombinación homóloga. Del 10 al 30% de los óvulos fecundados sobrevive a la manipulación y el gen extraño funciona en un 40% de este porcentaje. La técnica de microinyección de DNA directamente en óvulos fecundados tiene por lo tanto limitaciones.

Posteriormente, fue desarrollada en ratones una metodología alternativa para introducir genes en embriones en desarrollo. Se encontró que células de un embrión temprano de ratón, en estado de blastocisto, podían proliferar en un cultivo realizado in vitro. Estas células especiales, denominadas células embrionarias totipotenciales (ES), pueden ser mantenidas en cultivo en condiciones adecuadas que evitan su diferenciación. Si son reintroducidas en un blastocisto, se diferencian y contribuyen al desarrollo del organismo participando en la formación de los tejidos. Aprovechando la capacidad de estas células embrionarias de mantener sus características en cultivo, se puede introducir en su genoma DNA extraño por los métodos de transfección.

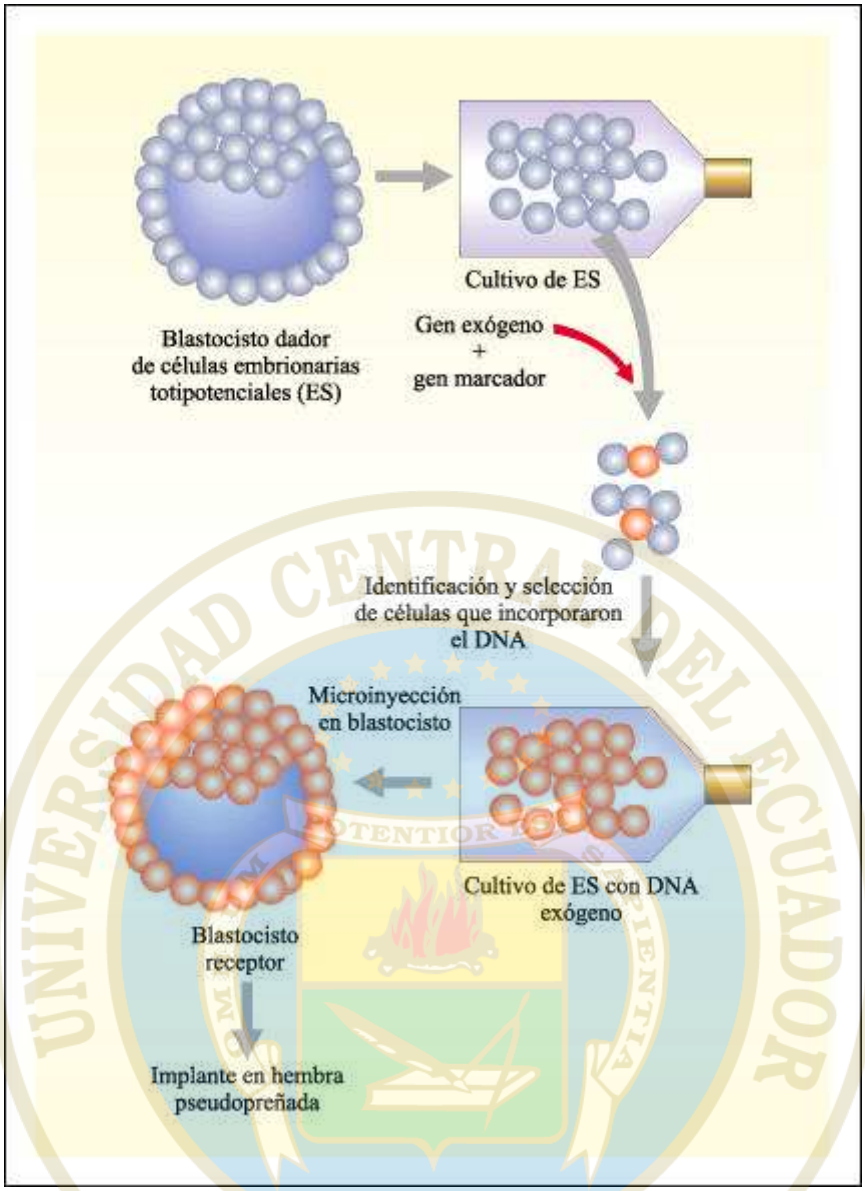
Esta metodología permite la introdución de modificaciones mucho más específicas y es, por lo tanto, mucho más eficiente que la microinyección en el desarrollo de ratones transgénicos.

El desarrollo de animales transgénicos hizo posible abordar el estudio en mamíferos de la expresión diferencial de genes en distintos tejidos durante el desarrollo, establecer modelos para el estudio de enfermedades humanas y probar potenciales agentes terapéuticos. Una de las alternativas interesantes es el uso de animales transgénicos como biorreactores para la producción de proteínas farmacológicamente importantes de uso humano. La fusión del gen extraño con un fragmento de DNA que contiene la región regulatoria de una proteína que

normalmente está presente en la leche del animal permite que el gen de interés se exprese específicamente en la glándula mamaria del animal transgénico y que su producto proteico se secrete en la leche.

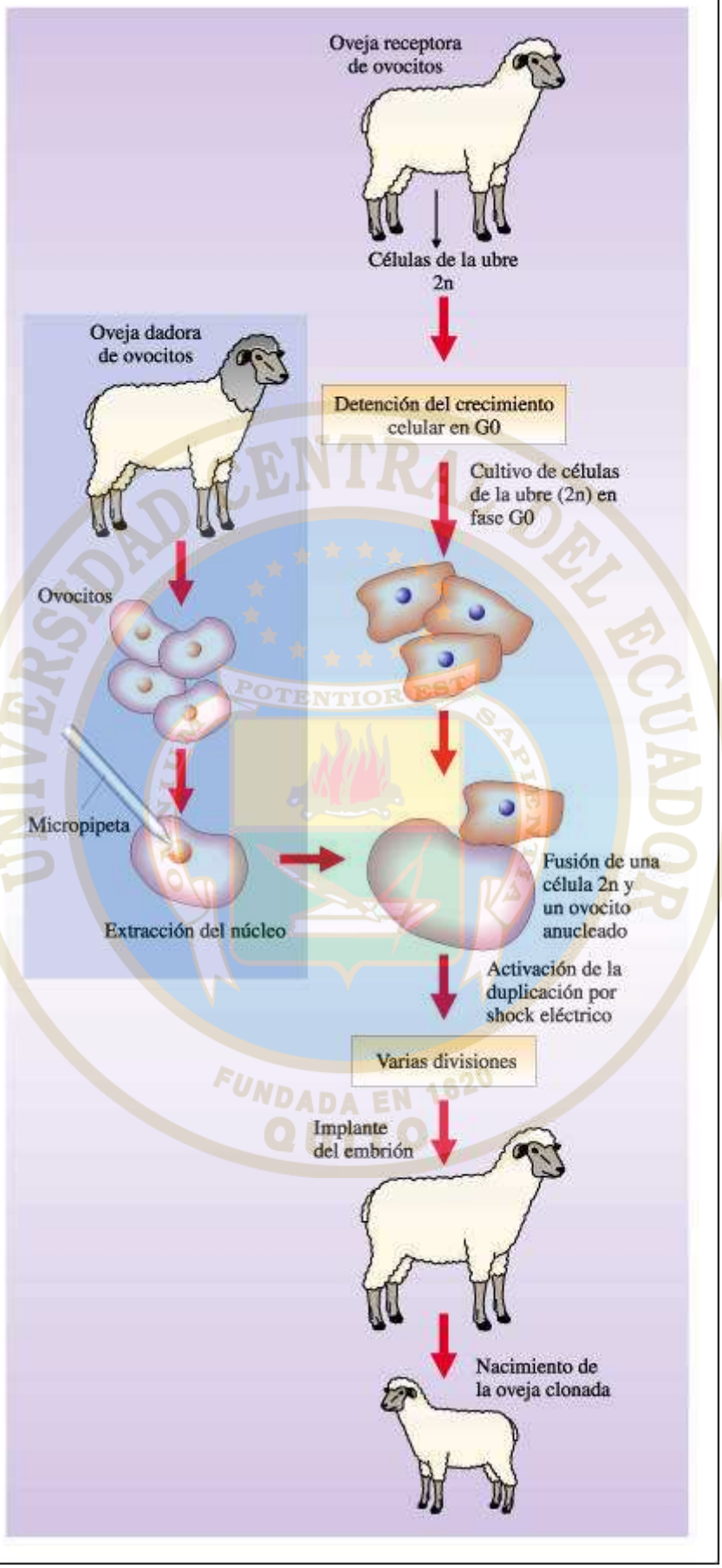
Recientemente se ha desarrollado en mamíferos una metodología que permite obtener clones de animales. Esta metodología se basa en la transferencia del núcleo de una célula en cultivo a un ovocito no fecundado al cual previamente se le extrajo su material genético. El ovocito anucleado es sometido a un pulso de corriente que simula la estimulación que proporciona el espermatozoide y se fusiona con la célula dadora del núcleo. Algunos de los ovocitos fusionados comienzan a desarrollarse como un embrión normal y son implantados en una madre sustituta. En los primeros ensayos, realizados en ovejas, las células dadoras del núcleo fueron células de embriones tempranos (9 días) en cultivo. Los ovocitos que recibieron el núcleo de estas células se desarrollaron en organismos adultos. Más recientemente, se realizó con éxito el mismo procedimiento con células somáticas en cultivo de una oveja adulta. De este experimento nació Dolly, el primer mamífero clonado a partir de un adulto. El éxito de esta metodología se basa en coordinar los ciclos de replicación del DNA y los de producción de mRNA de ambas células. Para esto, las células dadoras del núcleo son cultivadas, previo a la fusión, en un medio con escasa cantidad de nutrientes, que lleva a las células a mantenerse en las fases G0 o G1 del ciclo celular , en las cuales no hay replicación de DNA. De este modo, durante las primeras divisiones del embrión en desarrollo, se expresarán únicamente las proteínas codificadas por el mRNA presente en el citoplasma del ovocito. Esto permite la reprogramación del núcleo por interacción con las proteínas regulatorias del ovocito receptor.

La posibilidad de obtener clones a partir de células en cultivo facilita el desarrollo de animales genéticamente modificados (transgénicos). La ventaja de esta técnica respecto a la de la microinyección es la mayor eficiencia en la obtención de animales transgénicos y la posibilidad de crear múltiples "copias génicas" de organismos portadores de la misma modificación genética.



Metodología para introducir genes en embriones en desarrollo

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
FUNDADA EN 1620
QUITO


Oveja receptora
de ovocitos
Células de la ubre
2n
Oveja dadora
de ovocitos
Detención del crecimiento
celular en G0
Cultivo de células
de la ubre (2n) en
fase G0
Ovocitos
Micropipeta
Extracción del núcleo
Fusión de una
célula 2n y
un ovocito
anucleado
Activación de la
duplicación por
shock eléctrico
Varias divisiones
Implante
del embrión
Nacimiento de
la oveja clonada

Esquema del proceso que permitió clonar un mamífero a partir de una célula adulta.

También se ha realizado en forma muy exitosa la transferencia de genes usando transposones a embriones de Drosophila. Estos son los primeros indicios de que los transposones podrían convertirse en vectores útiles.



Capítulo 18. Desarrollo: la ejecución de un programa genético

El desarrollo es el proceso por el cual un huevo fecundado se transforma en un organismo adulto. Este proceso está controlado genéticamente, como lo indican su reproducibilidad a través de las generaciones y la existencia de mutaciones que interrumpen pasos específicos.

Un organismo adulto puede entenderse como un arreglo ordenado de tipos celulares específicos. Los distintos tipos celulares aparecen durante el desarrollo a través del proceso de diferenciación celular, el cual implica la expresión diferencial de genes específicos.

La expresión diferencial de genes se logra a través de la regulación diferencial de esos genes por proteínas llamadas reguladores maestros. Estas proteínas pueden regular genes específicos de tipos celulares (músculo, glóbulos rojos, piel) o pueden definir regiones anatómicas mayores como los segmentos de los insectos.

Los reguladores maestros que definen regiones específicas se denominan selectores; un grupo de células contiguas que expresan un mismo selector constituyen un compartimiento.

A medida que las células de un embrión se dividen, generalmente el número de compartimientos aumenta, es decir, aparecen nuevas poblaciones de células que expresan selectores específicos. Para que esto suceda, es necesario que se produzcan divisiones asimétricas: divisiones en las que las células hijas son diferentes de la célula progenitora.

En el desarrollo coherente de un organismo, a medida que las poblaciones de células se vuelven más heterogéneas, es decir, a medida que aparecen más y más compartimientos, la ubicación espacial de estas regiones es clave. Existen varios mecanismos que permiten la coordinación del desarrollo.

El proceso básico del desarrollo embrionario temprano en la mosca D. melanogaster reside en el establecimiento de la expresión de selectores -los genes maestros- que definen su plan anatómico fundamental. Existen sólo cuatro rutas principales relativamente independientes por las que se establece el plan anatómico en Drosophila. En estas rutas, ciertos factores inician una cascada de eventos

regulatorios, activando genes cuyos productos regulan, a su vez, otra serie de genes, y así se van estableciendo, en el embrión compartimientos cada vez más pequeños en un patrón más detallado. La cascada culmina con el establecimiento correcto de los patrones de expresión de los selectores clave. El desarrollo de las diferentes estructuras es promovida por morfógenos en función de su concentración. Mediante el establecimiento de gradientes de concentración de morfógenos es posible la coordinación armoniosa de las estructuras anatómicas.

La coordinación del desarrollo también puede darse por medio de inducciones sucesivas. Una célula o grupo de células emite una señal química que induce un cambio en las células vecinas. Éstas, como respuesta a la señal, producen una segunda señal que induce otro cambio en un tercer conjunto de células. Esta cascada de inducciones también puede garantizar el correcto ordenamiento de estructuras en el desarrollo. La embriogénesis de vertebrados ilustra muy bien ese mecanismo, de la misma manera que lo hace la formación de la vulva del gusano C. elegans.

El estudio de los genes del desarrollo en diversos organismos ha conducido al descubrimiento de semejanzas entre grupos diversos hasta el momento soslayadas. Muchos de los genes del desarrollo están tan conservados que pueden ser transplantados de un organismo a otro sin perjuicio para el desarrollo del organismo receptor. Esto conduce a preguntarse qué cambios fueron los que operaron durante la evolución en la Tierra, modificaron los programas de desarrollo y generaron la diversidad anatómica observable.

El desarrollo de las plantas es significativamente distinto del de los animales, debido fundamentalmente a su carácter sésil. Se han encontrado numerosos genes que controlan el crecimiento vegetal.

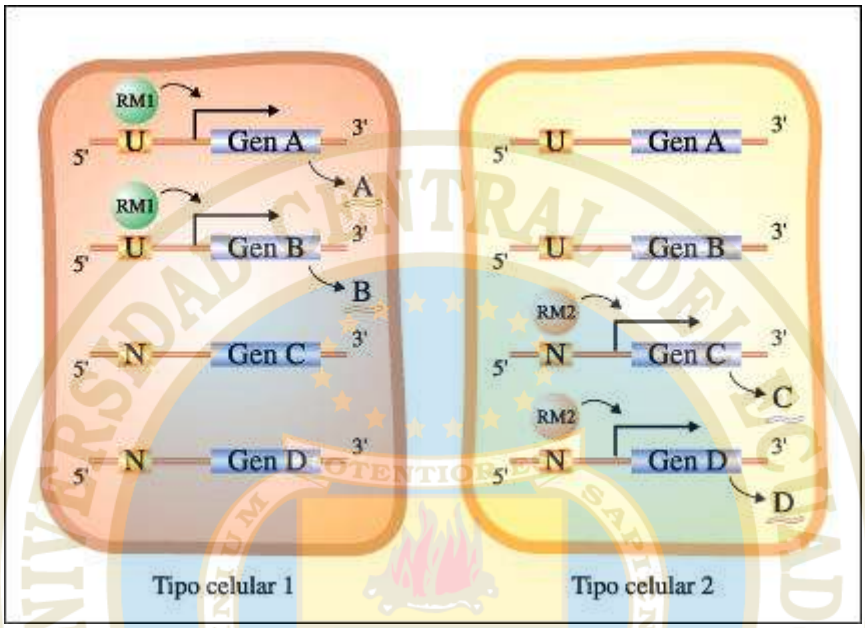
Uno de los aspectos mejor conocidos del desarrollo vegetal es la serie de mecanismos que determinan la identidad de los órganos florales.

La diferenciación: la expresión diferencial de genes

En el organismo adulto existen arreglos ordenado de tipos de células específicas. Cada tipo celular está caracterizado por la acción diferencial de no una, sino muchas proteínas específicas; para que esas proteínas se sinteticen, ciertos conjuntos de genes deberían encenderse concurrentemente mientras que otros estarían reprimidos.

Muchos de los experimentos iniciales sobre expresión diferencial se realizaron en líneas celulares -poblaciones homogéneas de células que se mantienen vivan fuera del animal en medios de cultivo-. Existen líneas celulares de distintas identidades, como las musculares. Inicialmente se observó que ciertos genes, entre ellos myoD y myf5, estaban activos exclusivamente en líneas celulares musculares. Cuando se forzó experimentalmente la expresión de estos genes en líneas celulares no musculares, esas células se diferenciaron en músculo. Se comprobó que esos genes codificaban factores de transcripción que actuarían sobre otros genes, es decir, que inducirían la diferenciación celular mediante la regulación de una segunda línea de genes específicos. Por esta razón, a esos factores de transcripción se les dio el nombre de reguladores maestros y, a los genes que los codifican, el de genes maestros. Tal como una llave maestra de una cañería cierra el paso a muchas otras válvulas subsidiarias, los reguladores maestros controlan la expresión de numerosos genes subalternos.

En el ejemplo de la figura siguiente, el tipo celular 1 está caracterizado por la presencia de los productos de los genes A y B. El tipo celular 2 está caracterizado por la presencia de los productos de los genes C y D. Ambos tipos celulares contienen copias de todos los genes. El Regulador Maestro 1 (RM1) se une a los sitios "U" y activa los genes que contienen ese sitio en su región promotora. El Regulador Maestro 2 (RM2) se une a los sitios "N". Las células de tipo 1 contienen el regulador RM1 (una proteína). Por lo tanto, todos los genes con sitios promotores "U" son activados. Como carecen de la proteína reguladora RM2, los genes con regiones promotoras con sitios "N" no son activados. Para el tipo celular 2 se produce la situación inversa.



La diferenciación celular es el resultado de la expresión diferencial de genes bajo el control de reguladores maestros.

En ausencia de reguladores maestros funcionales, se reprime la expresión de numerosos genes subalternos mientras que si el regulador maestro está presente, estos genes subalternos son forzados a expresarse.

En conclusión, la clave por la que se generan distintos tipos celulares reside, entonces, en que distintas células contienen diferentes proteínas reguladoras específicas.

Selectores y compartimientos

Los genes homeóticos son genes maestros que no determinan tipos celulares, sino regiones anatómicas completas, por ejemplo, segmentos. Cada gen homeótico dirige el desarrollo de un segmento o grupo de segmentos en particular mediante la regulación de infinidad de genes subalternos.

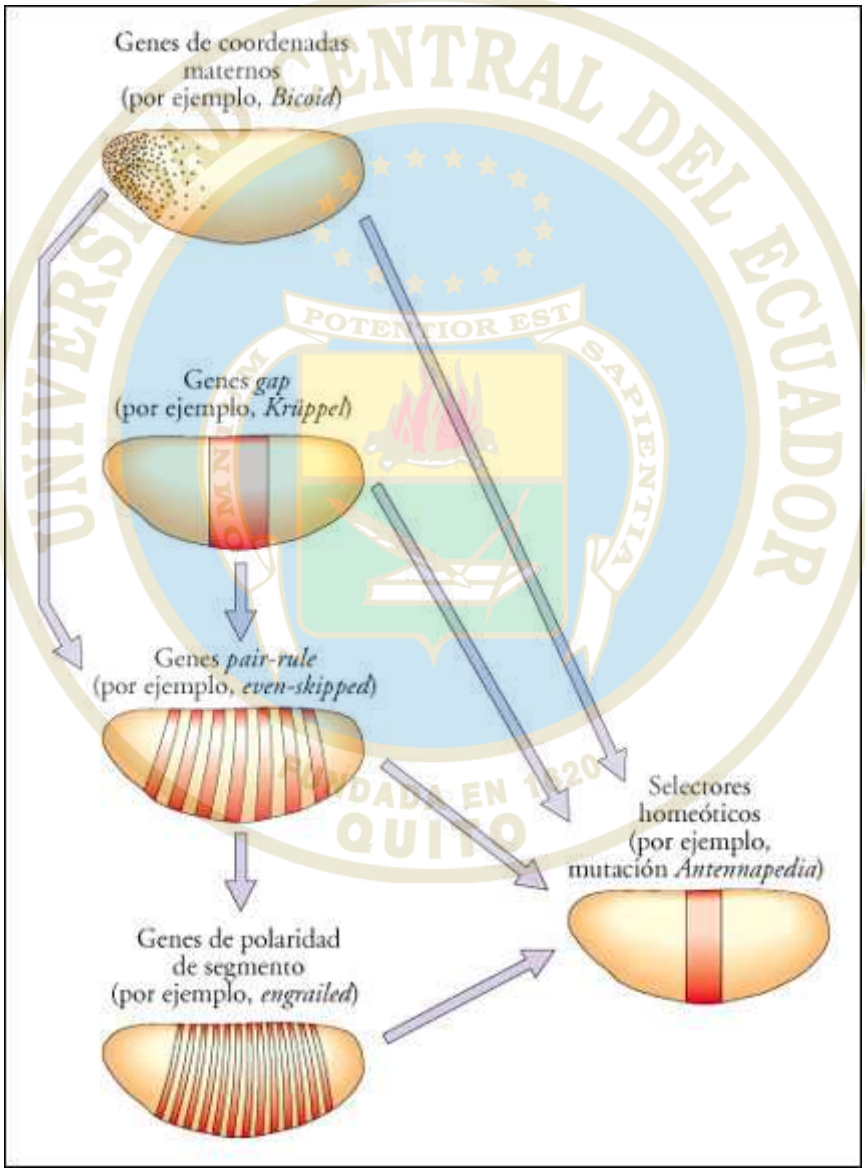
Se demostró que los genes homeóticos no se expresan en una única célula sino en bloques de células que coinciden con segmentos o grupos de segmentos y que, efectivamente, regulan la expresión de otros genes. Sus productos -los reguladores maestros- son factores de transcripción.

Cuando uno de estos genes homeóticos es activado fuera de su dominio normal de acción, activa sus genes subalternos en el lugar que ha invadido, forzando la aparición de características anatómicas propias de su dominio de origen.

Los genes maestros que gobiernan regiones anatómicas se llaman selectores. Los genes homeóticos reciben pues el nombre de selectores homeóticos.

Por otra parte, un grupo de células que expresan un selector particular se define como compartimiento. Por ejemplo, las células que forman una pata en las moscas, expresan un selector homeótico característico del primer segmento torácico (en los insectos, las patas se insertan en el tórax).

En la siguiente figura se pueden observar los efectos de las mutaciones en dos grupos de genes homeóticos de Drosophila.



A la izquierda, mosquita normal con un par de alas y un par de balancines y a la derecha, mosquita mutante con dos pares de alas y sin balancines

Dos estrategias que generan células diferentes

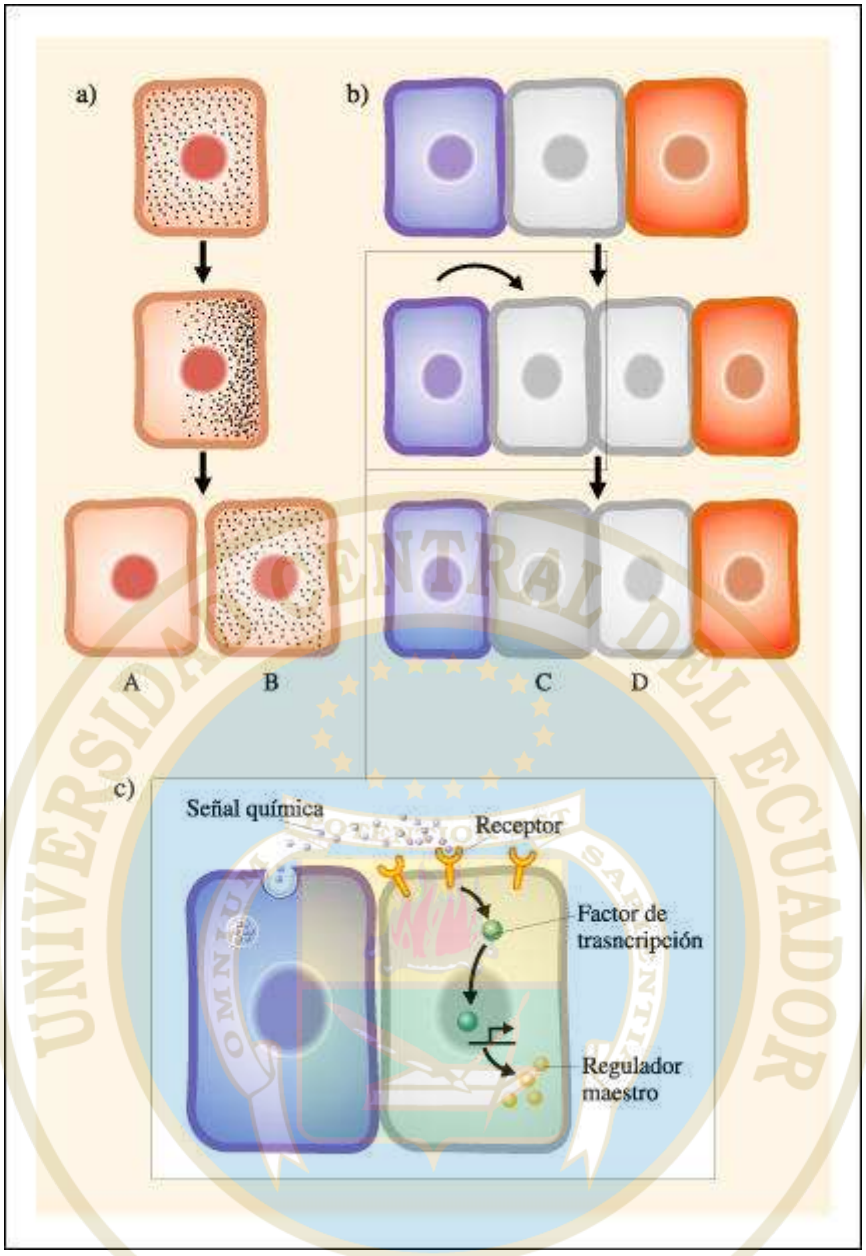
Es posible que se produzcan divisiones celulares en las que las células hijas sean diferentes de la célula progenitora. Células inicialmente equivalentes pueden ser conducidas a expresar selectores distintos por comunicación entre las células. Como todas las células del organismo derivan, en última instancia, del huevo fertilizado, en algún momento deben producirse divisiones que produzcan dos células diferentes: una con un regulador maestro y otra sin éste; son divisiones asimétricas.

Existen varios mecanismos que generan células o poblaciones de células diferentes a partir de una célula. En uno de estos mecanismos, una célula puede tener una distribución asimétrica de moléculas en su citoplasma. Por ejemplo, un extremo puede contener el RNA mensajero correspondiente a un regulador maestro, y el otro extremo carecer de él. Si una división celular separa estas dos fracciones de citoplasma en dos células hijas, se produce una división asimétrica y se obtienen, naturalmente, dos células diferentes. Este mecanismo simple recibe el nombre de segregación de factores citoplasmáticos.

Las divisiones celulares asimétricas son aquellas en las cuales las dos células hijas son diferentes -en su estructura o en sus propiedades biológicas- de la célula progenitora.

Existen varios mecanismos que dan como resultado divisiones celulares asimétricas:

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO



Mecanismos por los cuales se producen divisiones celulares asimétricas

a) Segregación de factores citoplasmáticos: La célula madre contiene ciertas sustancias distribuidas asimétricamente en su citoplasma. Al producirse la citocinesis, cada célula hija (A y B) lleva sustancias diferentes. Éstas pueden ser factores de transcripción o moléculas de mRNA que codifican factores de transcripción. En consecuencia, cada célula hija expresará un grupo diferente de genes. b) Comunicación celular: Las células hijas pueden ser idénticas en un principio y distinguirse luego (en células C y D, por ejemplo) por la acción de sustancias químicas que actúan como señales exógenas.

En la figura, en un primer momento, la célula de color gris está rodeada por dos células, azul y roja. La célula gris se divide y da dos células hijas iguales (grises). La célula hija de la izquierda recibe de su vecina (azul una señal química. En principio, las dos células hijas grises son capaces de responder a la señal, pero sólo lo hará aquella que se encuentre físicamente cerca de la fuente de la señal química y pueda así entrar en contacto con esa señal. Las señales exógenas pueden ser producidas por otras células o por el medio circundante, como la matriz celular de

tejidos vecinos. c)Detalle del mecanismo celular que traduce una señal externa en una respuesta interna. La señal es una molécula con una estructura tridimensional específica. La membrana de la célula ubicada a la derecha posee un receptor, una proteína con una porción extracelular y otra intracelular. La porción extracelular posee afinidad específica por la señal (similar a la afinidad de una enzima por su sustrato). Cuando el receptor se une a la señal, se operan cambios en la porción intracelular, la cual es entonces capaz de activar la expresión de un gen maestro que redundará en la síntesis de un regulador maestro.

Por otra parte, una división o serie de divisiones celulares puede producir un conjunto de células idénticas, que luego sean estimuladas diferencialmente por su entorno. El entorno de las células hijas puede ser diferente, por ejemplo, por tener distintas células vecinas. Las células en principio idénticas reciben distintas señales del exterior que provocan la activación o inactivación de un regulador maestro específico. A este mecanismo, muchas veces llamado inducción, también se lo denomina comunicación celular.

La coordinación de los procesos de desarrollo

En el desarrollo coherente de un organismo, es fundamental la coordinación de los procesos de desarrollo y la ubicación espacial de compartimientos.Existen varios mecanismos que permiten la coordinación del desarrollo.

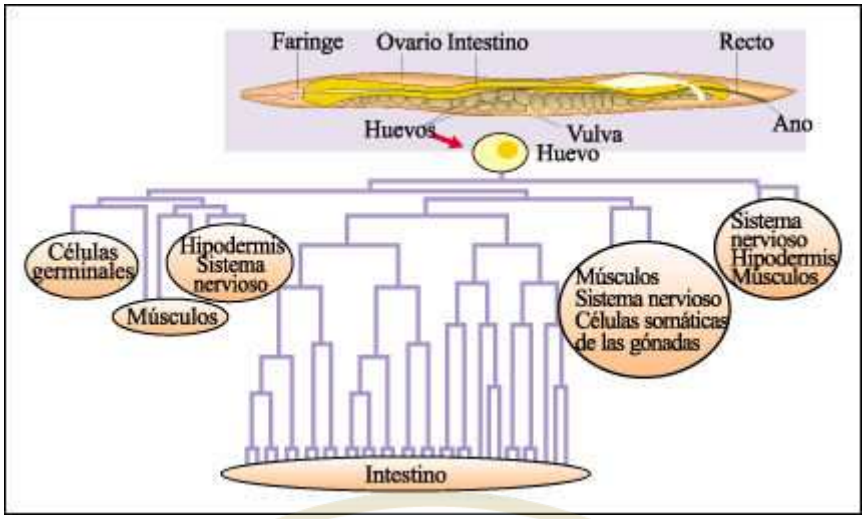
Es posible analizar cómo se produce esta coordinación en algunos organismos en los que se han producido grandes avances en el estudio de su genética; esto ha permitido identificar los procesos clave.

Un ejemplo es el de Caenorhabditis elegans, un gusano cilíndrico que pertenece al grupo de los nematodos. Las ventajas experimentales de este organismo incluyen su pequeño tamaño, su ciclo de vida corto, su fácil manejo, y el hecho de que su cuerpo es transparente. Esta última característica permite el examen directo del proceso de desarrollo.

Los nematodos tienen otra característica curiosa: el número de núcleos somáticos del adulto es invariable y característico de la especie: por ejemplo, C. elegans tiene 959 núcleos somáticos. Además, las posiciones relativas de las células durante el desarrollo también es invariable de individuo a individuo, de modo que todo el proceso de desarrollo, desde el cigoto al adulto, puede esquematizarse como un árbol genealógico celular.

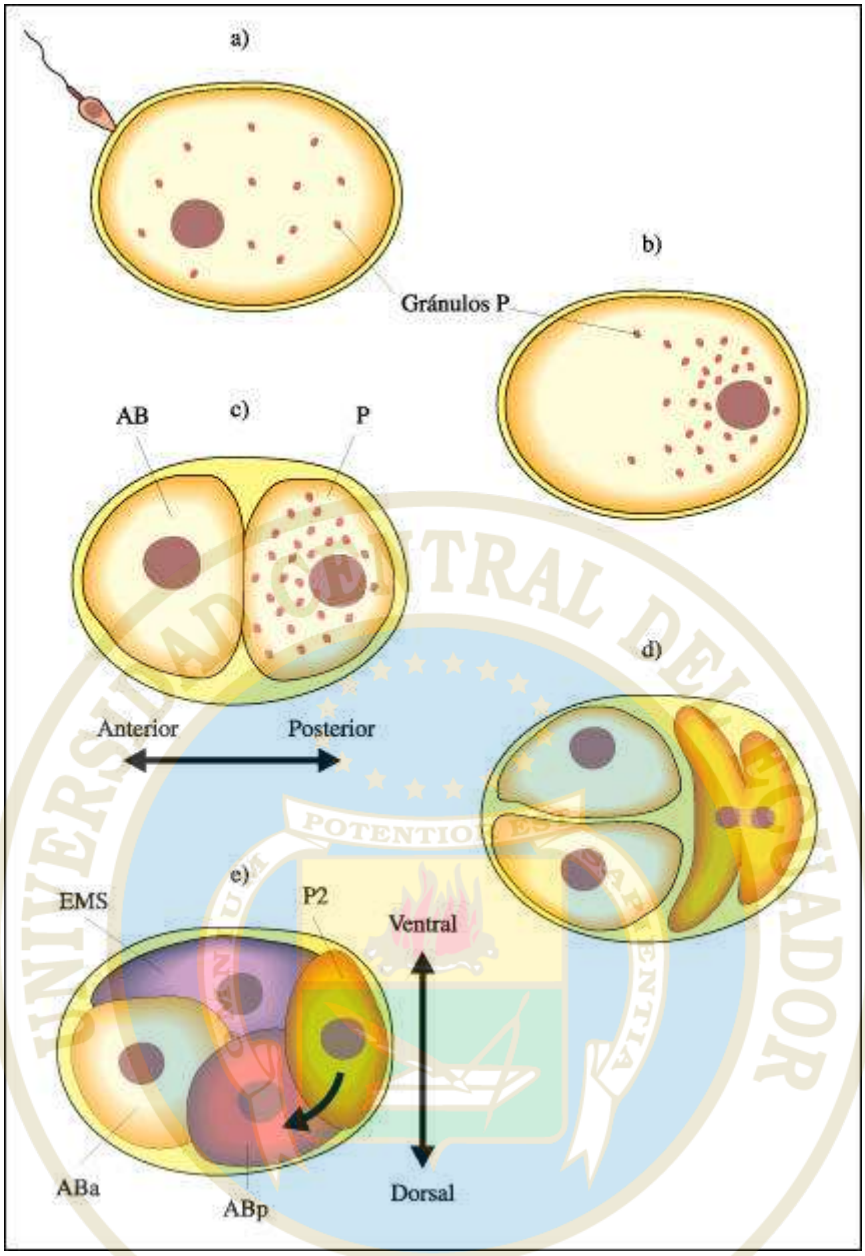
El árbol genealógico de las células de C. elegans se conoce en forma completa.

En el árbol de la figura, cada bifurcación representa una división celular. No todas las divisiones se muestran. Los globos de color rosa denotan conjuntos celulares.



El estudio del desarrollo de C. elegans permitió seguir el camino de cada una de sus células a través de las sucesivas divisiones celulares, desde la primera hasta la número 962 y así trazar su "árbol genealógico celular".

En C. elegans, esta cadena de divisiones mitóticas tan finamente coreografiada se inicia con el huevo fecundado, que se encuentra dentro de una dura cáscara externa. Las tres primeras divisiones producen un embrión de cuatro células, cada una con un destino embriológico determinado. En la primera división se produce la segregación de factores citoplasmáticos que mencionamos recientemente y se obtiene, por lo tanto, dos células con contenidos distintos. Una de ellas, la célula P, dará lugar al polo posterior del embrión, mientras que la otra, la célula AB, dará lugar al polo anterior.



En el desarrollo temprano de C. elegans, la complejidad celular aumenta a través de varios mecanismos

El gameto femenino de C. elegans contiene una cubierta muy dura que limitará los movimientos de las células que se formarán en su interior luego de la fecundación.
a) El espermatozoide penetra por un agujero a través de la cáscara y se produce la fecundación .
b) En el punto de entrada del espermatozoide, se organiza un eje de división celular y se concentran unos gránulos oscuros llamados "gránulos P". Los gránulos P promueven el desarrollo de estructuras posteriores.
c) La primera división celular conlleva la segregación de factores citoplasmáticos y produce dos células distintas: la célula P (que contiene gránulos P) y que genera las estructuras posteriores, y la célula AB, que produce las estructuras anteriores. Esta primera división, por lo tanto, define el eje antero-posterior del animal.
d) La célula P se divide en dos células distintas llamadas EMS y P2. La célula AB se divide en dos células equivalentes pero, debido al espacio limitado dentro de la cáscara del huevo, sólo una de ellas estará físicamente en contacto con la célula P2. Esta última produce una señal (representada por una flecha) que permanece adherida a su membrana citoplasmática y promueve cambios en su célula vecina.

Así, una célula descendiente de AB queda en contacto con la célula P2 y pasa a convertirse en la célula ABp. La otra célula que deriva de AB es la célula ABa que no tiene contacto con P2. ABa y ABp dan lugar a estructuras diferentes; sus destinos dependen de la señal producida por P2. ABp define la región dorsal del embrión, por lo que este proceso de comunicación celular también define, en parte, el eje dorso-ventral del animal.

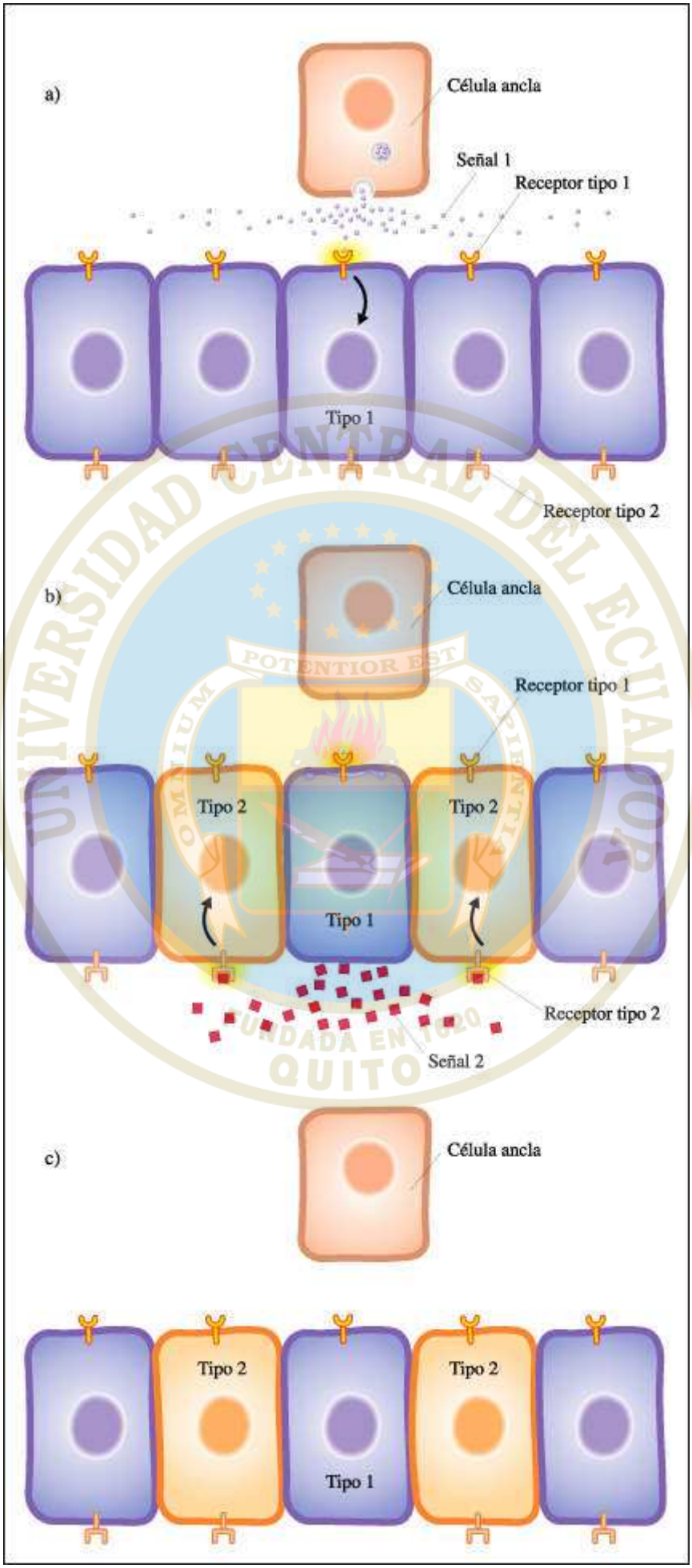
La célula P también se divide asimétricamente por segregación de factores citoplasmáticos. La célula AB, sin embargo, da lugar a células con potencialidades idénticas pero que pronto adquieren identidades distintas al recibir señales de su entorno. Las limitaciones de espacio dentro de la dura cáscara del huevo obligan a estas células a ocupar determinadas posiciones con respecto a las demás. Las células se encuentran, por lo tanto, expuestas a diferentes señales químicas y, en consecuencia, asumen identidades y destinos embriológicos diferentes. Este es un claro ejemplo de división asimétrica por comunicación celular.

Es notable que, las diferentes células del embrión de C. elegans tienen destinos embriológicos específicos desde temprano. Si cualquiera de estas células es destruida, ninguna de las otras podrá generar las estructuras que éstas hubieran generado. Esto contrasta con lo que sucede en los embriones de muchos otros organismos, los cuales producen poblaciones de células equivalentes que adquieren un destino embriológico más tarde en su desarrollo; en esos casos, la destrucción de una célula es compensada por sus vecinas. El desarrollo temprano del gusano C. elegans está dado, entonces, por dos factores. Por un lado, las limitaciones de espacio impuestas por la cáscara del huevo obligan a las células a ocupar posiciones determinadas unas con respecto a otras por lo que cada una recibe distintas señales químicas. Por otro lado, las divisiones celulares asimétricas asignan un destino determinado a cada célula en cada posición.

El desarrollo de la vulva del gusano C. elegans comienza cuando el embrión ya está compuesto por numerosas células e ilustra otro mecanismo por el cual se genera una coherencia espacial en la disposición de las células. La vulva de C. elegans es un órgano sencillo: un pequeño orificio por donde entra el esperma y salen los huevos. Está compuesta por dos tipos celulares específicos: el tipo 1 que conecta la gónada con el exterior, y el tipo 2, que brinda protección al primer tipo. En total son 22 células, derivadas en principio de un conjunto de tan sólo tres células ubicadas en el lado ventral del gusano. Para que el órgano se desarrolle con su estructura correcta, las células precursoras deben tener una disposición que denominaremos 2-1-2 (una célula precursora del tipo 1 rodeada, a cada lado, por una célula precursora del tipo 2). Esta sencilla disposición se establece por un sistema de comunicación de señales entre células.

Los dos tipos celulares mencionados derivan de un conjunto de células epidérmicas equivalentes, todas con el potencial de diferenciarse en tipos 1 ó 2. El desarrollo de la vulva es gatillado por una célula que no formará parte de ese órgano conocida como célula ancla.

Si la célula ancla es destruida, por ejemplo, por ablación con láser, la vulva no se forma en absoluto.
La célula ancla produce una proteína señal que es liberada al medio extracelular por exocitosis. La célula epidérmica más cercana a la célula ancla adquirirá, por acción de la proteína señal, la identidad de tipo 1. Esta célula, a su vez, producirá una segunda señal, que difundirá desde la célula tipo 1, induciendo a sus dos vecinas a convertirse en células del tipo 2. El resultado de esta concatenación en el tiempo de señales de acción a corta distancia es el patrón 2-1-2 de la vulva.


a)
Célula ancla
Señal 1
Receptor tipo 1
Tipo 1
Receptor tipo 2
b)
Célula ancla
Receptor tipo 1
Tipo 2
Tipo 2
Tipo 1
Receptor tipo 2
Señal 2
c)
Célula ancla
Tipo 2
Tipo 2
Tipo 1

La vulva de C. elegans presenta un patrón de tipos celulares que surge como consecuencia de comunicaciones celulares sucesivas.

a. En el epitelio ventral existe un conjunto de células con la capacidad de diferenciarse en todos los tipos celulares presentes en la vulva. Esta capacidad se expresa en la presencia de receptores en sus membranas. Todas las células contienen un tipo de receptor proteico para una señal (señal 1, representada por círculos) producida por la célula ancla. Esta señal difunde libremente en el espacio intercelular y su concentración va disminuyendo con la distancia a la fuente donde se produce esa señal. La célula epitelial más cercana a la célula ancla estará expuesta a concentraciones suficientemente altas de la señal como para que ésta pueda interactuar con su receptor de membrana específico y activarlo. Cuando el receptor es activado, promueve la actividad de un regulador maestro específico de células tipo 1. Entonces, los genes característicos de este tipo celular son activados, y los del tipo 2 son reprimidos o no son activados.

b. Entre los genes activados, se encuentra uno que codifica una segunda señal (señal 2, representada por cuadradros), la cual es transportada hacia la membrana y liberada por exocitosis. Entre los genes reprimidos se encuentra el que codifica un receptor para esa señal, por lo que la célula de tipo 1 produce una señal química pero ella misma es incapaz de responder a esa señal. La señal producida por la célula tipo 1 migra por difusión, disminuyendo su concentración, de modo que sólo las dos células adyacentes encuentran una concentración de señal suficientemente alta como para que se pueda activar el receptor específico. En estas células, la activación del receptor de tipo 2 conduce a la acción del regulador maestro específico del tipo celular 2. Este regulador maestro no es activado en la célula 1 porque ésta carece del receptor capaz de interactuar con la señal.

c. Mediante la producción sucesiva de señales entre células, se consigue el patrón 2-1-2 que permitirá el desarrollo armonioso de la vulva. Este es un ejemplo sencillo de cómo la diferenciación celular es coordinada en el espacio y produce así un conjunto coherente.

La respuesta a una señal no es necesariamente de inducción de un tipo celular: también hay señales inhibitorias, y en abundancia. Es posible, a veces, que entre los precursores de la vulva de C. elegans, dos células lleguen a adquirir la identidad de tipo 1. Cuando esto sucede, comienza una competencia entre las dos por la supremacía mediante la producción de señales inhibitorias. Este mecanismo también garantiza la organización 2-1-2, impidiendo situaciones del tipo 2-1-1-2 y, además, ilustra el hecho de que no todas las señales son estimulatorias, sino que la inhibición también juega un papel importante en el desarrollo.

Cómo "se construye" una mosca: cascadas genéticas en Drosophila

En los últimos veinte años, la mosca de la fruta, D. melanogaster se ha convertido en el organismo modelo para el estudio genético del desarrollo.

El proceso básico del desarrollo embrionario temprano reside en el establecimiento de la expresión de los selectores -los genes maestros- que definen el plan anatómico fundamental de la mosca. Estos selectores son muchos pero el estudio del desarrollo temprano permitió comprender que existen sólo cuatro rutas principales relativamente independientes por las que se establece el plan anatómico de la mosca. En cada una de estas rutas, un pequeño grupo de factores inician una cascada de eventos regulatorios, activando una serie de genes maestros; los productos de estos genes regulan, a su vez, otra serie de genes maestros, cuyos

productos actúan sobre otra serie de genes subalternos. En cada paso, se establecen, en el embrión, compartimientos cada vez más pequeños en un patrón más detallado. La cascada culmina con el establecimiento correcto de los patrones de expresión de los selectores clave.

Existen tres rutas de desarrollo a lo largo del eje antero-posterior: dos de ellas interactúan de modo que dan forma a la región central, segmentada, del embrión, mientras que la tercera define los extremos no segmentados, tanto anterior como posterior. La cuarta ruta de desarrollo define las diferencias a lo largo del eje dorso-ventral.

Las dos primeras cascadas de activación de genes mencionadas coordinan la formación de la región central del embrión de Drosophila. Esta región se caracteriza por estar dividida en segmentos. Los segmentos tienen un diseño básico común, pero que presenta variaciones de un segmento a otro. Un conjunto de genes es responsable de generar el patrón reiterativo, es decir segmental, del cuerpo de Drosophila. Este conjunto de genes recibe el nombre de genes de polaridad de segmento. Son los responsables de mantener los límites entre los segmentos y son también necesarios para establecer los patrones estructurales comunes a todos los segmentos. Cuando un gen de polaridad de segmento muta, sobreviene un defecto que se repite en cada segmento. Algunos de los genes de polaridad de segmento, pero no todos, son factores de transcripción. Otro conjunto de genes es responsable de las variaciones que diferencian un segmento del otro. Estos son los selectores homeóticos. Cuando un selector homeótico muta, el resultado fenotípico es que un segmento asume el aspecto de otro.

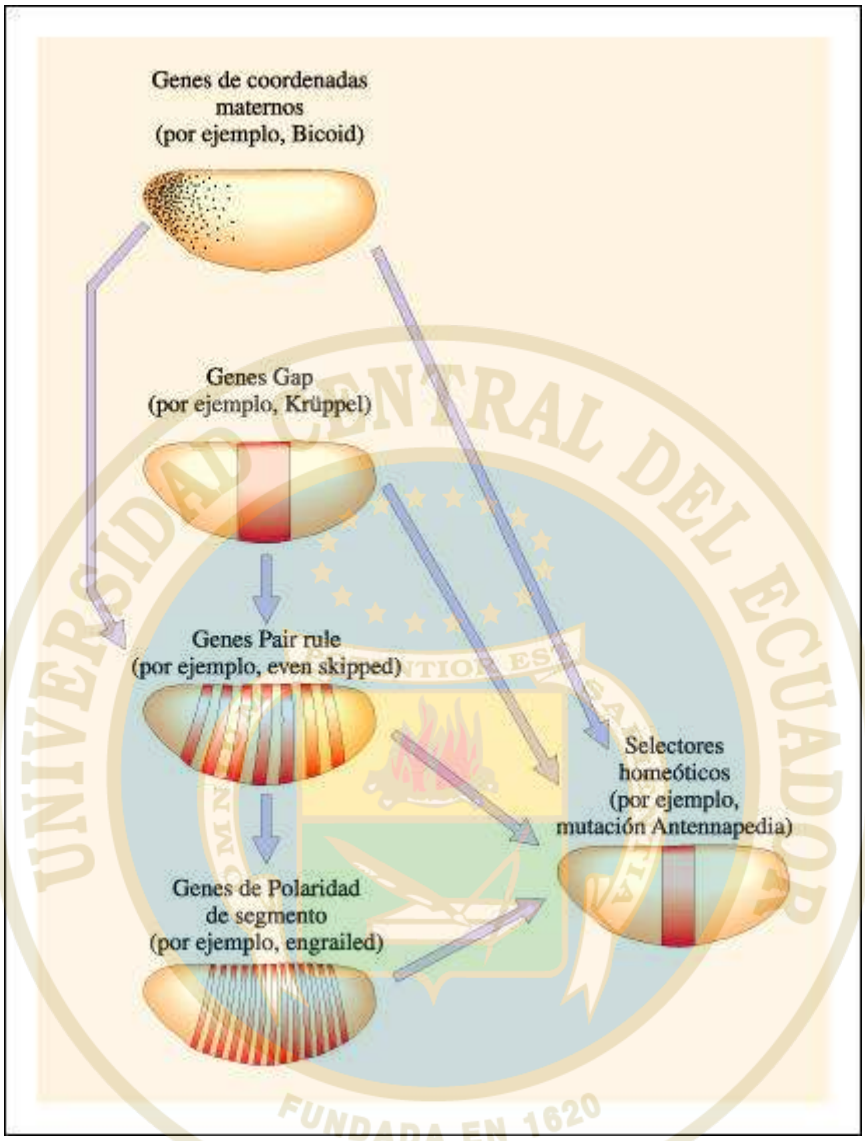
Antes de ser fertilizado, un gameto femenino de Drosophila, como los de posiblemente todas las especies, contiene abundante material citoplasmático provisto por la madre. Entre estas moléculas se encuentran también una serie de moléculas de mRNA que encierran las primeras instrucciones del desarrollo del embrión. Esta circunstancia implica que los primeros pasos del desarrollo de una mosca no están dirigidos por sus propios genes, sino por los genes de su madre. Genes con este tipo de efecto reciben el nombre de genes de efecto materno.

Los productos proteicos de ciertos genes maternos, denominados morfógenos, se encuentran asimétricamente distribuidos en el citoplasma del huevo. Hacia el extremo que luego será el anterior, existen altas concentraciones de una proteína llamada Bicoid. Hacia el extremo posterior, hay altas concentraciones de una proteína llamada Nanos. La concentración de ambas proteínas decrece al alejarse de los extremos, formando gradientes de concentración.

La acción de los morfógenos y su traducción en un patrón de expresión génica nos da un ejemplo concreto de cómo la activación localizada de reguladores maestros puede coordinarse en el espacio y, así, dar un todo coherente. Los morfógenos Bicoid y Nanos esencialmente crean un sistema de coordenadas con valores precisos de concentraciones en el eje antero-posterior. Estos valores son leídos por sistemas que expanden y elaboran las diferencias iniciales, pero la polaridad está dada desde el principio por el gradiente de concentraciones, y es ésta la que establece la coordinación de la anatomía del organismo.

Otra observación importante es la organización jerárquica de los procesos del desarrollo. En la cúspide de la jerarquía que analizamos anteriormente se encuentran los dos morfógenos Bicoid y Nanos, le siguen los genes gap, los pair-rule, los selectores homeóticos y los genes de polaridad de segmento. Esta organización jerárquica sigue extendiéndose hacia abajo. No podemos saber hasta dónde se extiende la cascada regulatoria, pero sí sabemos que en el nivel más bajo

se encuentra el conjunto de genes estructurales como los que codifican para proteínas como la actina, la queratina y la hemoglobina. Estos genes ejecutan la diferenciación celular, dándole a cada célula y tejido las propiedades físicas, químicas y biológicas que los caracterizan.



Cascada de regulación génica en la embriogénesis del eje antero-posterior de Drosophila .

El plan anatómico de los insectos se caracteriza, en el eje antero-posterior, por estar dividido en segmentos (dependientes de la actividad de los genes de polaridad de segmento). Cada segmento muestra especializaciones propias que dependen de la acción de los selectores homeóticos.

El establecimiento del plan anatómico es el resultado de una cascada de reguladores génicos, organizados jerárquicamente. Al tope de la jerarquía se encuentran los morfógenos depositados por los tejidos de la madre. Los genes que codifican estos morfógenos, y muchos otros genes maternos necesarios para la acción de los primeros, reciben el nombre colectivo de genes de coordenadas maternos. Estos genes son necesarios para la correcta expresión de los genes gap, los cuales se expresan en bloques o dominios contiguos a lo largo del embrión.

A su vez, combinaciones de proteínas codificadas por genes gap y por los genes de coordenadas maternos, promueven la expresión de genes pair-rule en siete bandas discretas. Los genes pair-rule son numerosos y sus productos de expresión se solapan. Combinaciones particulares de proteínas pair-rule promueven la expresión de genes de polaridad de segmento.

Los selectores homeóticos son activados en sus dominios específicos por la acción combinada de los productos de todos los demás genes. Muchos de estos genes, además, regulan a otros dentro de la misma categoría, incluso a sí mismos (autorregulación).

Desarrollo temprano en vertebrados: inducciones sucesivas

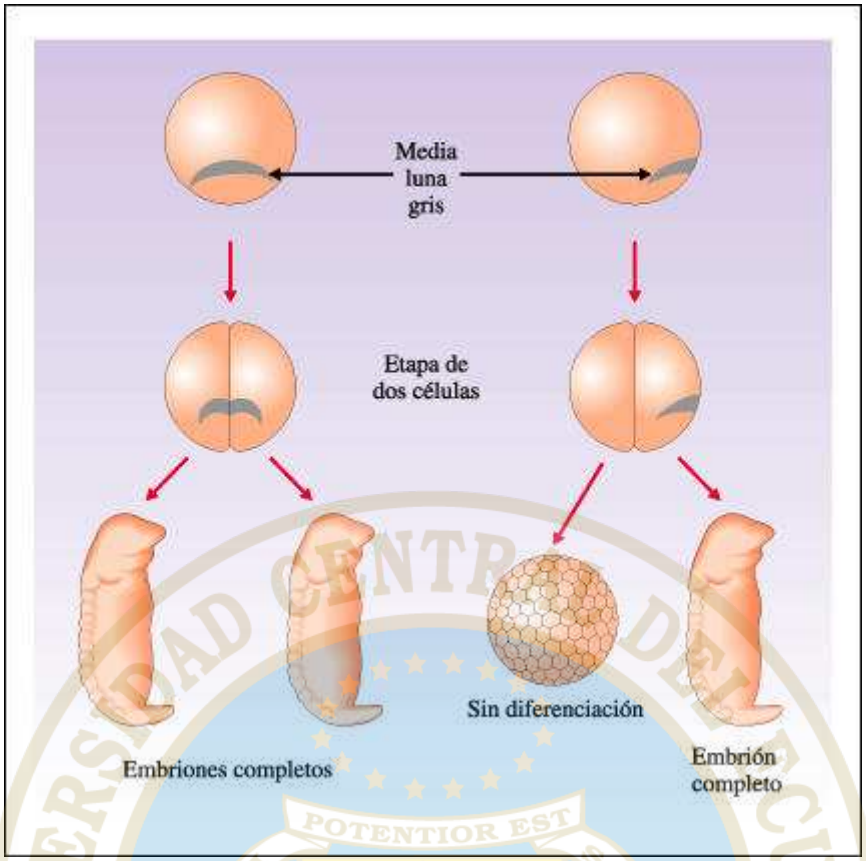
La mayor parte de los experimentos llevados a cabo en vertebrados han sido realizados en anfibios porque sus huevos son grandes, no tienen cáscara y son de fácil manipulación. En aves, reptiles y mamíferos, en cambio, el embrión se encuentra inaccesible dentro de la cáscara o del útero.

El desarrollo de un anfibio comienza antes de la fecundación. El gameto femenino tiene una distribución asimétrica de sustancias, la cual es incluso visualmente evidente: una mitad es incolora y la otra contiene un pigmento oscuro.

Poco después de la fertilización aparece, en la zona donde las mitades se juntan, pero sólo en un costado, una tercera zona: una delgada franja llamada medialuna gris. Las tres zonas contienen diferentes sustancias que incluyen mRNA específicos. Al producirse las primeras divisiones celulares, se producen células diferentes debido al mecanismo de segregación de factores citoplasmáticos.

Cada una de las zonas establecidas en el gameto femenino dará lugar a diferentes estructuras del embrión. Las células que reciben el material incluido en la medialuna gris son especiales: ellas no contribuirán físicamente a muchas estructuras, pero su presencia es indispensable para el desarrollo de muchas de las partes del embrión.

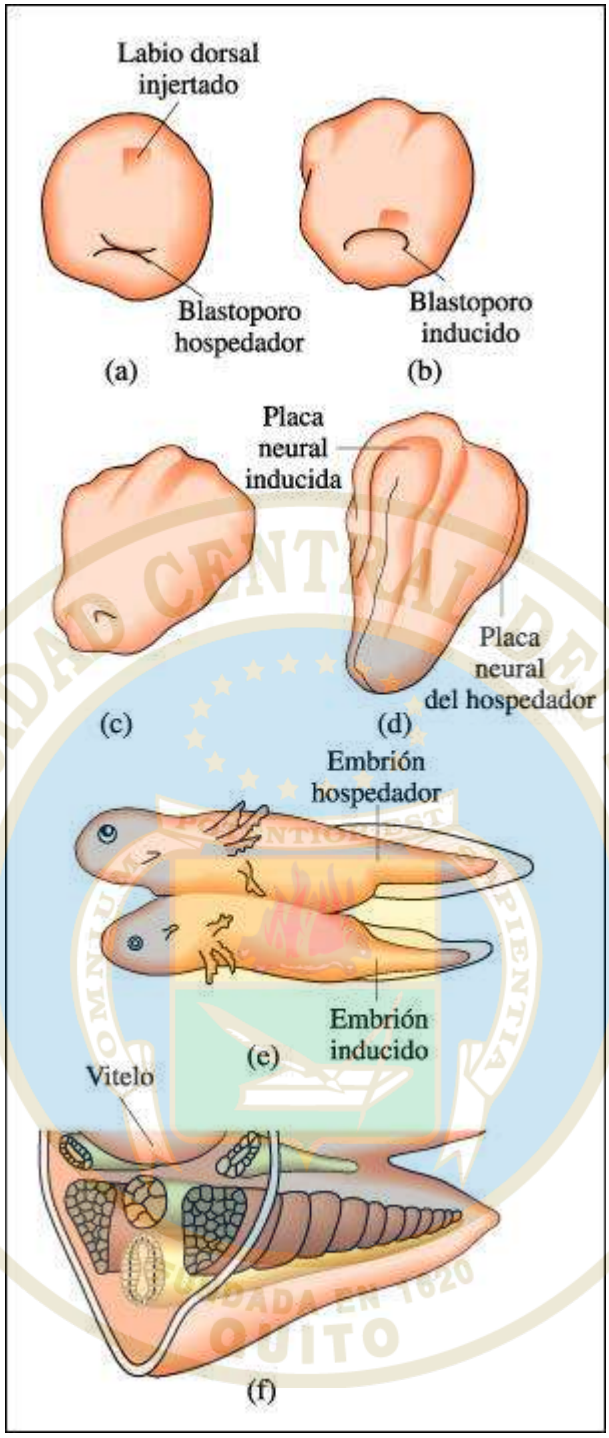
El material de la medialuna gris es capaz de inducir el desarrollo de muchas de las estructuras anatómicas, a pesar de que las células que lo contienen no forman parte en sí de esas estructuras.



Experimento que demuestra la importancia del citoplasma de la media luna gris en el desarrollo.

La importancia del citoplasma de la media luna gris en el desarrollo fue demostrada al separar las dos células formadas por la primera segmentación del huevo. Cuando el huevo de la izquierda se dividió, la mitad del citoplasma de la media luna gris pasó a cada una de las dos células nuevas. Cuando estas células fueron separadas una de otra, cada una formó un embrión completo. La primera segmentación del huevo de la derecha dio como resultado que todo el citoplasma de la media luna gris quedara en una célula. Cuando estas células fueron separadas, la que no tenía media luna no se desarrolló.

Las células que contienen el material de la medialuna gris -que forman el centro de Nieuwkoop- producen ciertas señales químicas que promueven cambios en sus vecinas. Como resultado de esos cambios, un conjunto de células -que forman el organizador de Spemann - comienza a expresar ciertos genes entre los que se encuentran aquellos que codifican una segunda generación de señales y "organizan" así a las células vecinas en un embrión casi completo.



Experimento que muestra la actividad del organizador.

La actividad del organizador se puede comprobar en el sigyuiente experimento: a) El labio dorsal del blastoporo de un embrión de anfibio se injerta en otro embrión. b) El labio dorsal injertado induce la formación de un segundo blastoporo, a través del cual el tejido injertado se mueve al interior del embrión durante la gastrulación. c) A medida que prosigue el desarrollo, se forman dos conjuntos de estructuras embrionarias, y d) se produce un embrión doble.

La señal emitida por las células del organizador de Spemann tiene efectos variados dependiendo de qué células la reciban. La epidermis que recibe la señal del

organizador sufre cambios espectaculares, generando una estructura en forma de tubo, la cual posteriormente formará la médula espinal del sistema nervioso. Como este tubo -el tubo neural- es obviamente más largo que ancho, define un eje: uno de sus extremos define la cabeza y el otro la cola del embrión. Su posición también define el lado dorsal del embrión. Así, la posición del organizador y de las moléculas que produce establecen la polaridad en dos ejes en el embrión.

Parte de las células del organizador forman más tarde la notocorda, una masa apretada de células de forma cilíndrica que corre a lo largo del eje antero-posterior, justo por debajo del tubo neural. La notocorda también produce señales. Estas señales inducen cambios en la parte ventral del tubo neural, la cual, a su vez, produce otras señales que inducen cambios en algunas células de la parte dorsal del tubo neural. Mediante estos procesos, el tubo neural es dividido en varias zonas con propiedades y destinos distintos. La cascada continúa y, en cada paso, un conjunto de células es dividido en varios conjuntos con identidades distintas, posicionados en el lugar adecuado con respecto a las demás estructuras. Cada zona expresa reguladores maestros distintos y constituye, entonces, un compartimiento. El mecanismo que garantiza la coordinación espacial de las estructuras está basado fundamentalmente en la emisión de señales químicas que actúan a cortas distancias.

El proceso de desarrollo de los vertebrados puede ser descripto de manera simplificada como una cascada de inducciones jerárquicas en la que, a cada paso, se aumenta el número de reguladores maestros encendidos. La diferencia inicial es una distribución asimétrica de factores citoplasmáticos.

Conservación y evolución en los genes del desarrollo

La morfología final de un organismo es el resultado de la ejecución de su programa genético de desarrollo. Los cambios en la morfología que vemos en distintas especies se deben a cambios en ese programa de desarrollo. Entender la genética del desarrollo significa dar luz a una de las áreas más intrigantes de la biología evolutiva que plantea numerosos interrogantes: ¿Cómo surgieron las diferentes estructuras anatómicas que vemos hoy? ¿Qué cambios en el desarrollo pueden hacer que un miembro crezca como una pata y no como una aleta? ¿Qué genes sufrieron mutaciones o qué relaciones entre genes se modificaron en el curso de la evolución y dieron lugar a un ala, una mandíbula o un ojo? La investigación de la evolución a nivel morfológico ha tenido un enorme impulso por parte de la genética del desarrollo en los últimos años; una de sus metas más ambiciosas es entender el surgimiento de las llamadas novedades anatómicas.

La organización jerárquica de los programas genéticos de desarrollo es sumamente atractiva en el sentido que sugiere que mutaciones puntuales pueden conducir a reordenamientos profundos del plan anatómico de un organismo. Es suficiente con que mute un gen regulador maestro en lo alto de la jerarquía para que una multitud de genes subalternos modifique su acción. Las mutaciones homeóticas fueron siempre favoritas entre los biólogos por su posible efecto pleiotrópico sobre muchos otros genes. Para establecer cómo han cambiado los programas genéticos en el curso de la evolución, es necesario realizar estudios comparativos de esos programas en distintos organismos. Esta tarea no es sencilla, por el simple hecho de que, para entender el programa genético es necesario estudiar cientos de genes, y el estudio de cada uno de ellos requiere un enorme esfuerzo. Esta es la razón por la cual sólo unos pocos organismos son conocidos con cierto detalle a nivel genético. Afortunadamente, la biología molecular nos da una mano allí donde la genética encuentra su límite.

Uno de los primeros estudios del desarrollo a nivel molecular, ahora paradigmático, fue el realizado a principios de la década de 1980. Se sabía entonces que los selectores homeóticos se encontraban agrupados en paquetes en un cromosoma de Drosophila.

Mediante hibridaciones con sondas moleculares, los investigadores encontraron una corta secuencia de DNA que se repetía, casi sin variación en todos los selectores homeóticos; la llamaron homeobox. Se descubrió más tarde que el homeobox expresa una secuencia de aminoácidos capaz de unirse al DNA y así regular la transcripción.

No sólo todos los animales contienen gran variedad de genes con secuencias homeobox, sino que todos ellos tienen selectores homeóticos. Los estudios genéticos en ratón, el gusano C. elegans, e insectos demuestra que la función de los selectores homeóticos de establecer regiones en el eje antero-posterior está fabulosamente conservada a lo largo de la evolución.

Si muchos de los genes que componen los programas genéticos son los mismos en distintas especies, ¿qué hace diferentes a estos programas de manera que produzcan formas tan disímiles? En primer lugar, el hecho de que muchos genes estén conservados no significa que todos los estén. En segundo lugar, hay evidencias que parecen indicar que las diferencias entre los programas genéticos de desarrollo no yacen fundamentalmente en los elementos de esos programas (los genes) sino en cómo éstos interactúan unos con otros. Un factor clave parece ser cuándo y dónde se expresan los genes del desarrollo. Por ejemplo, todos los artrópodos tienen los mismos ocho selectores homeóticos, pero los crustáceos y los insectos difieren en cuanto a cuáles y cuántos segmentos expresan determinados selectores homeóticos. Es posible que buena parte de la evolución morfológica, cuyo resultado es la variedad de formas que vemos a nuestro alrededor, sea el resultado de mutaciones en las regiones promotoras (regulatorias) de los genes y no en los genes mismos.

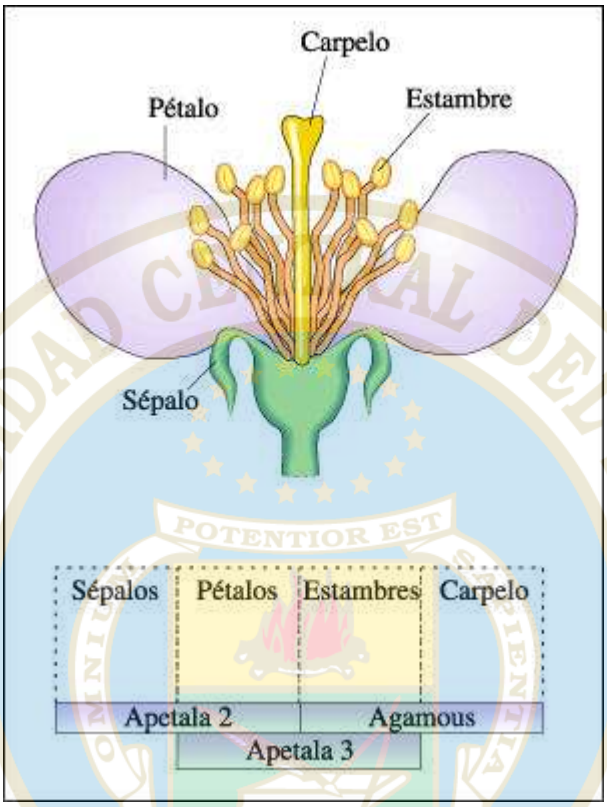
Desarrollo de plantas

Así como ocurrió en el caso de los animales, los investigadores de la genética del reino vegetal se han dedicado al estudio de algunos organismos modelo en los cuales se concentra la mayor parte de las preguntas. Uno de los modelos más estudiados es una pequeña planta llamada Arabidopsis thaliana, escogida por su pequeño genoma y su fácil cultivo. Sin embargo, por razones comerciales, se utilizan también otros modelos tradicionales como el maíz y el tabaco.

El cigoto de Arabidopsis se divide varias veces hasta formar un embrión con dos polos: uno dará origen al meristema del tallo y otro al de la raíz. El embrión tiene, además, otras estructuras como los cotiledones, que son las primeras hojas con las que la plántula obtendrá su energía del Sol. Ya la primera división celular de Arabidopsis es asimétrica, tanto en lo que se refiere a la morfología de sus células como a los genes que expresan, pero no se conocen cuáles son los mecanismos que establecen estas asimetrías. Se han identificado a varios genes que participan en el desarrollo embrionario.

Los meristemas son los grandes arquitectos de la estructura de las plantas. Cuando las células de un meristema de tallo se dividen, algunas de las células hijas se diferencian en estructuras particulares, mientras que otras permanecen indiferenciadas.

Los meristemas de tallos y raíces no son los únicos meristemas existentes. En Arabidopsis, en cierto momento de su desarrollo, se produce un meristema de inflorescencia, el cual genera hojas de morfología particular, y una serie de meristemas de inflorescencia secundarios. Los meristemas de inflorescencia, tarde o temprano, adquieren una nueva identidad y dan lugar a flores en lugar de hojas y internudos, como ocurre en el crecimiento vegetativo. Cuando esto sucede se los llama, naturalmente, meristemas florales. La transición de un tipo de meristema a otro está mediada por distintos genes que controlan la identidad del meristema.



Genes homeóticos de las plantas que establecen la identidad de los órganos florales.

Existen cuatro órganos florales en forma de anillos concéntricos, de afuera hacia adentro: sépalos, pétalos, estambres y carpelo. La identidad de cada pieza está establecida por combinaciones de reguladores maestros. Las células que sólo expresan el gen Apetala2 se desarrollan en forma de sépalos. Las células que acumulan los productos de los genes Apetala2 y Apetala3 siguen la ruta del desarrollo que culmina en pétalo. Aquellas que combinan Apetala3 con Agamous se desarrollan como estambres y, las que sólo contienen el regulador maestro codificado por el gen Agamous forman el carpelo. Si alguno de estos patrones de expresión cambia, también cambiarán las células que expresan ciertas combinaciones y sobrevendrán transformaciones homeóticas.

Capítulo 19. Genética humana: Pasado, Presente y Futuro

Los principios de la genética son, por supuesto, los mismos para los seres humanos que para los miembros de cualquier otra especie eucariótica diploide. En la práctica, sin embargo, hay algunas diferencias importantes. El número diploide normal de cromosomas en la especie humana es 46: 44 autosomas y 2 cromosomas sexuales, XX en las mujeres y XY en los varones.

Es posible determinar el número, el tamaño y la forma de los cromosomas de una célula somática de un organismo determinado. El ordenamiento sistematizado de los cromosomas de un organismo determinado constituye su cariotipo .

Numerosos estudios sobre la determinación del sexo llevó a concluir que en muchas especies esa determinación tiene una base genética. Este concepto, a su vez, llevó a identificar un gen de la iniciación de la determinación del sexo en los machos. Esta función ha sido asignada al gen SRY (Región determinante del Sexo del cromosoma Y) localizado en el cromosoma Y de los seres humanos. También se postula la existencia de otros genes implicados en la determinación del sexo.

En el momento del nacimiento de un individuo se presentan alteraciones estructurales o funcionales que pueden manifestarse tanto en distintas etapas de la vida y se denominan defectos congénitos. Estos defectos pueden tener una base genética o no. Los que no son hereditarios pueden ser consecuencia de la acción de factores ambientales que alteren el desarrollo embrionario.

La tecnología del DNA recombinante está aportando nuevos medios para el diagnóstico precoz de las enfermedades hereditarias. Entre las herramientas más importantes para este diagnóstico están los RFLPs (polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción) y las sondas radiactivas.

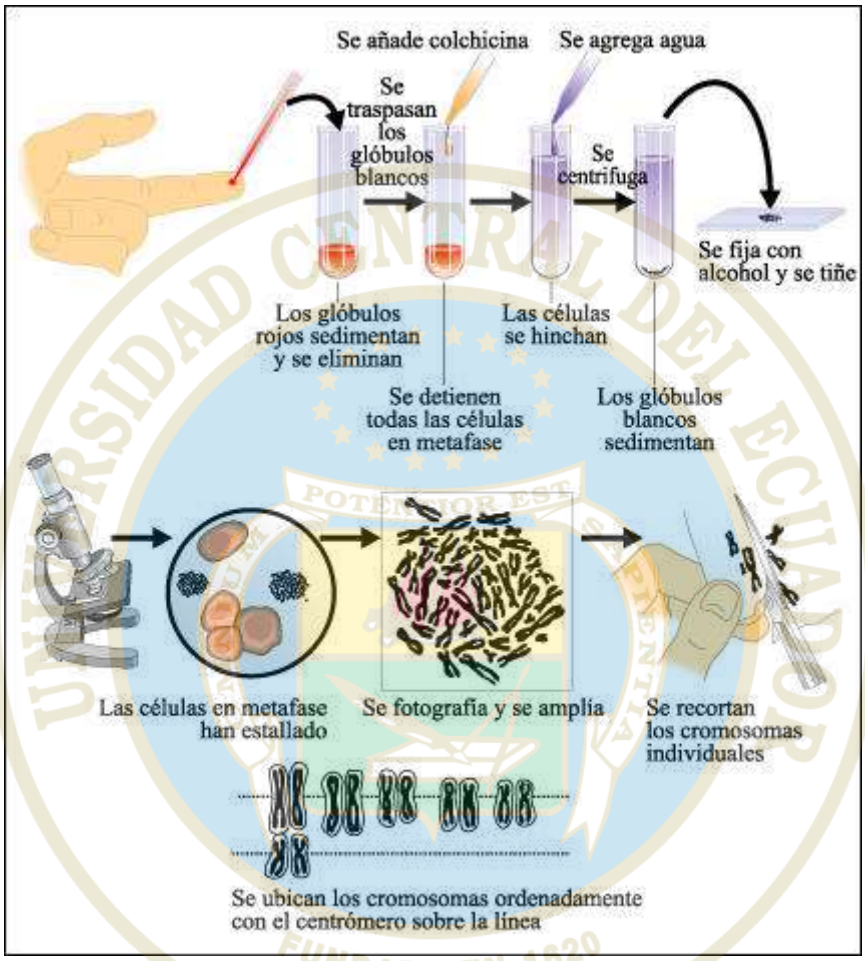
El DNA también se está usando en forma terapéutica, en la denominada terapia génica. La administración del DNA como medicamento puede, al menos teóricamente, corregir enfermedades genéticas, enlentecer la progresión de tumores, enfrentar infecciones virales y detener enfermedades neurodegenerativas. Es decir, puede dirigirse tanto a enfermedades hereditarias como a afecciones adquiridas.

Muchos laboratorios de todo el mundo están sumando sus esfuerzos para mapear y secuenciar el genoma humano completo. Se espera que este proyecto pueda responder muchas preguntas desconcertantes. Si la experiencia pasada sirve de guía, también es probable que haga surgir muchas preguntas nuevas.

El cariotipo humano

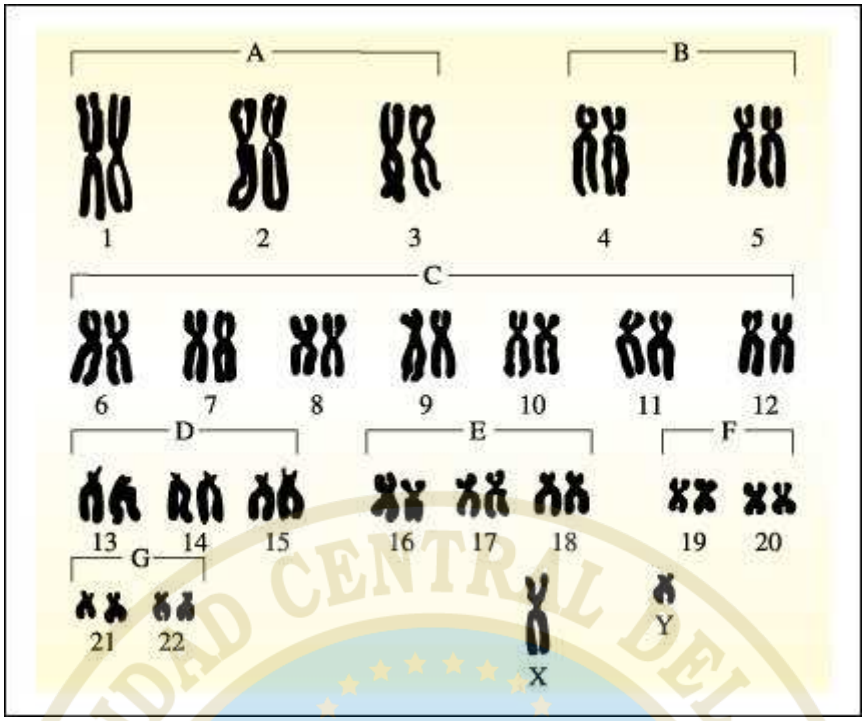
La clasificación de los cromosomas para identificar las anormalidades morfológicas y numéricas más importantes se lleva a cabo en un número creciente de centros genéticos médicos. El resultado del procedimiento es una demostración gráfica del complemento cromosómico -o dotación cromosómica- conocida como cariotipo. Los cromosomas que se muestran en un cariotipo son cromosomas en metafase de la mitosis, cada uno de los cuales consiste en dos cromátides hermanas unidas por

sus centrómeros. Para preparar un cariotipo, el proceso de división celular se interrumpe en la metafase, añadiendo colchicina, una droga que evita los siguientes pasos de la mitosis, ya que interfiere con los microtúbulos del huso. Después del tratamiento y de la tinción, los cromosomas se fotografían, se amplía la fotografía, se los recorta y se los ordena de acuerdo con su tamaño. Los cromosomas del mismo tamaño se aparean según la posición del centrómero, lo que evidencia la presencia de "brazos" de distinta longitud. A partir del cariotipo pueden detectarse ciertas anormalidades, como la aparición de un cromosoma o de un segmento cromosómico supernumerario.



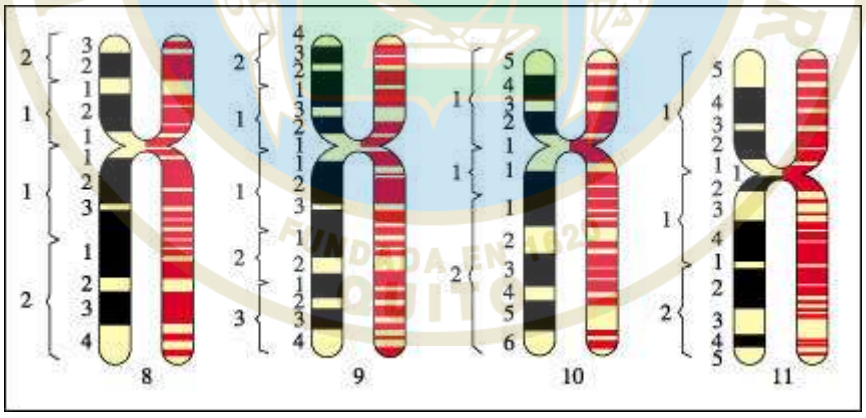
Preparación de un cariotipo humano

Si bien se puede determinar el número, el tamaño y la forma de los cromosomas e identificar los pares homólogos presentes en la metafase mitótica de una célula somática de un organismo determinado, algunos de los cromosomas más pequeños son bastante semejantes en su morfología. En estos casos, la tinción para mostrar patrones de bandas posibilita distinguir cromosomas del mismo tamaño e identificar los homólogos.



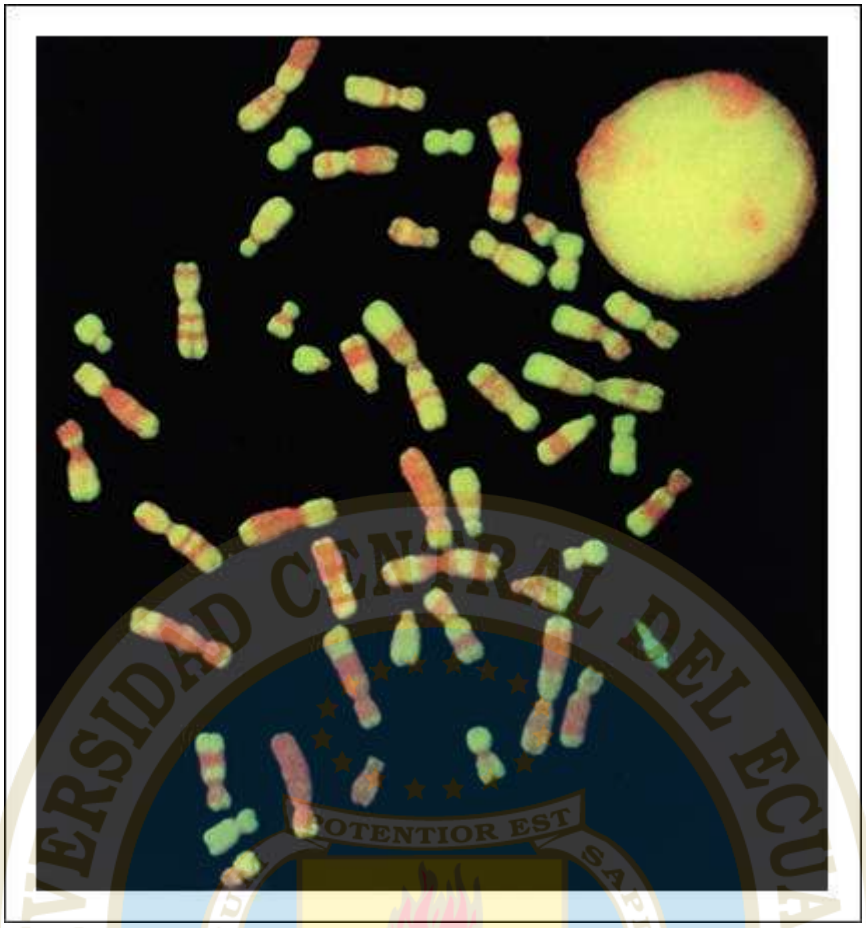
Cromosomas de una sola célula somática ordenados formando un cariotipo.

Los patrones de bandas que caracterizan los cromosomas no son visibles en este esquema. En un cariotipo, los autosomas se agrupan en tamaños (A, B, C, etc.) y se les adjudican los homólogos probables. El número diploide normal de cromosomas de la especie humana es de 46: 22 pares son autosomas y 2 son cromosomas sexuales. Una mujer normal tiene dos cromosomas X y un hombre normal tiene un X y un Y, como se muestra aquí.



Mapa estándar de patrones de bandeo de los cromosomas 8 a 11 en el cariotipo humano, determinado en la etapa metafásica (bandas negras) y en la profase temprana de la mitosis (bandas coloreadas).

Los cromosomas en la profase temprana son mucho más largos y delgados que los cromosomas en la metafase y, por lo tanto, pueden detectarse muchas más bandas. Todas las bandas que se muestran aquí se tiñen con un reactivo específico. Nótese cómo estos esquemas de cromosomas, que son semejantes en tamaño y forma, pueden ser distinguidos rápidamente por sus patrones de bandeo.



Cromosomas de una célula somática en división de una mujer, fotografiados después de la replicación y condensación.

Los cromosomas que se ven en la figura han sido teñidos y las distintas bandas que se observan facilitan la identificación de los pares homólogos. La estructura redondeada y amarilla que se muestra en la parte superior derecha del esquema es un núcleo interfásico.

Defectos congénitos

Los defectos congénitos son alteraciones estructurales o funcionales que están presentes en el momento del nacimiento y pueden manifestarse tanto en los primeros días de vida como en etapas posteriores. Estos defectos pueden tener una base genética o no. Los que no son hereditarios, pueden ser consecuencia de la acción de factores ambientales que hayan alterado el desarrollo embrionario. Entre estos factores se encuentra la ingestión excesiva por parte de la madre de algunos medicamentos -como ciertos tranquilizantes y algunos antibióticos- o de alcohol. La exposición a agentes físicos, como las radiaciones, o la acción de agentes infecciosos, también puede alterar el desarrollo del feto.

Entre las enfermedades que tienen base genética, se encuentran las que son producidas por alteraciones en los cromosomas, las debidas a la alteración de un gen principal y las causadas por alteraciones multifactoriales que incluyen factores genéticos y ambientales.

Las anormalidades cromosómicas visibles incluyen alteraciones numéricas, habitualmente resultado de la no disyunción, y alteraciones estructurales como las translocaciones y las deleciones. El síndrome de Down está entre los trastornos asociados con alteraciones numéricas; puede ser causado o bien por no disyunción o, menos comúnmente, por una translocación. Los cromosomas sexuales supernumerarios pueden ser resultado de la no disyunción y suelen estar asociados con la esterilidad.

Muchas enfermedades genéticas son el resultado de deficiencias o defectos en las enzimas u otras proteínas críticas. Éstos, a su vez, están causados por mutaciones en los genes que codifican las proteínas. Cuando los alelos que resultan de las mutaciones son recesivos, las enfermedades aparentes sólo afectan a los individuos homocigotas. Estas enfermedades incluyen fenilcetonuria, enfermedad de Tay-Sachs, anemia falciforme y algunas otras asociadas con variaciones en las moléculas de la hemoglobina. Las enfermedades genéticas causadas por alelos autosómicos dominantes incluyen una forma de enanismo y la enfermedad de Huntington.

Los defectos genéticos se expresan con mucha mayor frecuencia en varones que en mujeres y son causados por alelos mutantes en el cromosoma X. Los alelos mutantes responsables de las características ligadas al sexo, habitualmente son recesivos respecto de los alelos normales y no se expresan en las mujeres heterocigotas quienes, sin embargo, pueden transmitirlos a sus hijos. Las características ligadas al sexo incluyen: ceguera a los colores, hemofilia y distrofia muscular de Duchenne.

Las enfermedades multifactoriales están ocasionadas por una predisposición genética determinada por la combinación de varios genes que interactúan con factores medioambientales diversos. El diagnóstico de las enfermedades genéticas comienza con un estudio del cuadro clínico del paciente que incluye sus antecedentes familiares. En la actualidad, es posible el diagnóstico prenatal de diversas enfermedades por medio de diferentes métodos. Algunos se denominan no invasivos y comprenden: la ecografía clásica, la identificación de ciertas sustancias en el suero materno y la ecografía de alta resolución. Otros, llamados invasivos, incluyen la amniocentesis y la biopsia de vellosidades coriónicas. Estos últimos métodos permiten llevar a cabo el diagnóstico prenatal citogenético.

Diagnóstico de las enfermedades genéticas

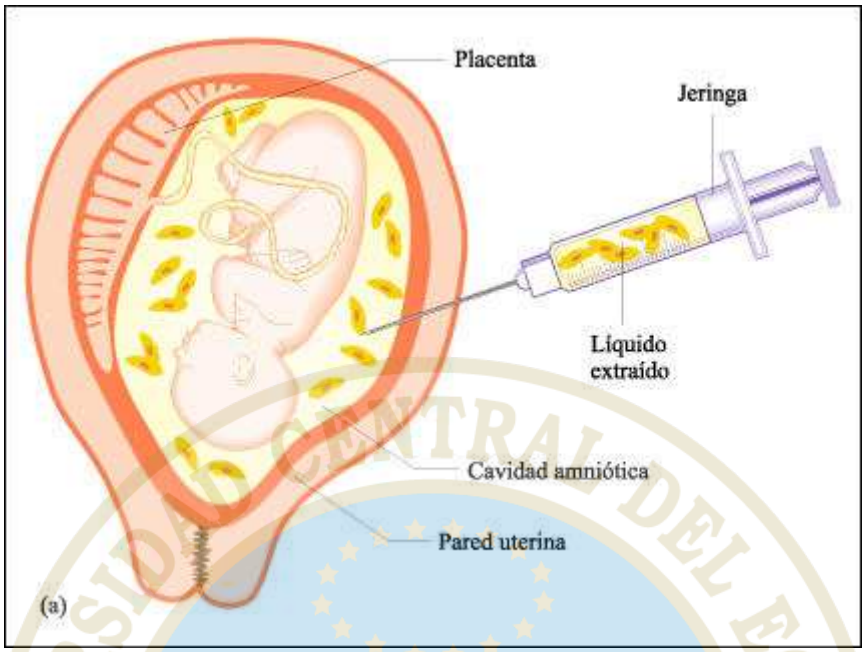
El diagnóstico de las enfermedades genéticas comienza con un estudio del cuadro clínico del paciente, que incluye sus antecedentes familiares.

Algunas enfermedades genéticas pueden ser detectadas en etapas tempranas, lo que incrementa las posibilidades de su prevención o tratamiento. En la actualidad, es posible el diagnóstico prenatal de ciertas enfermedades por medio de diferentes métodos.

Algunos de ellos, como la ecografía, la identificación de ciertas sustancias (por lo general proteínas) en el suero materno y la ecografía de alta resolución son no invasivos.

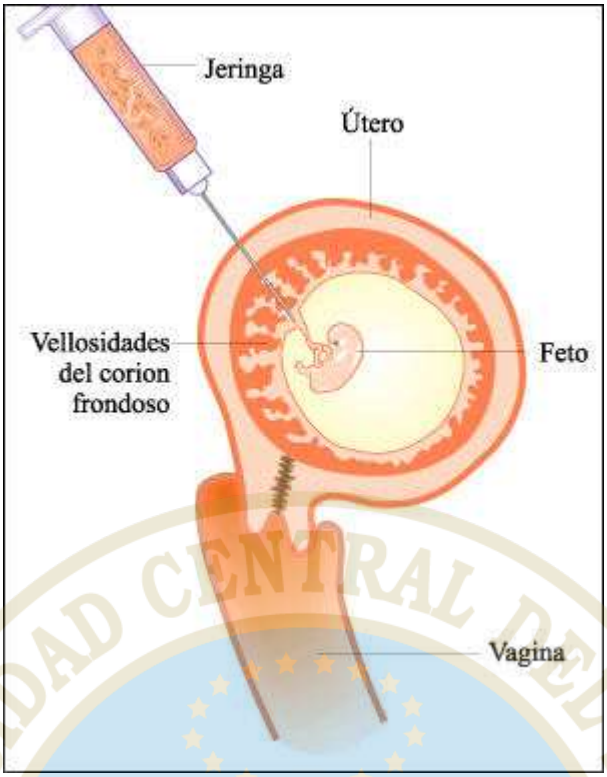
Otros métodos son invasivos e incluyen la amniocentesis y la biopsia de vellosidades coriónicas que permite llevar a cabo el diagnóstico prenatal citogenético.

Sin embargo, en la mayoría de los casos, el tratamiento de las enfermedades detectadas por pruebas prenatales todavía no es posible, y los padres se enfrentan con la difícil decisión de abortar o no el feto afectado.



Amniocentesis.

En la amniocentesis, primero se determina la posición del feto con ultrasonido, con la ecografía permanentemente proyectada en una pantalla de televisión. Entonces se efectúa la punción y se extrae de la cavidad amniótica líquido con células fetales. Las células se cultivan y se estudian para encontrar alteraciones cromosómicas y otros desórdenes genéticos. La prueba no se realiza hasta la semana 16 de gestación para asegurar que habrá células fetales suficientes y para que la cantidad de líquido extraído -aunque es poca- no perjudique al feto.
En la ecografía del útero de una mujer gestante con un feto de cuatro meses. Las manchas negras dentro de la pared muscular del útero son el líquido amniótico que envuelve al feto. El feto yace sobre su espalda, con la cabeza situada a la izquierda y parece que se chupa el pulgar.



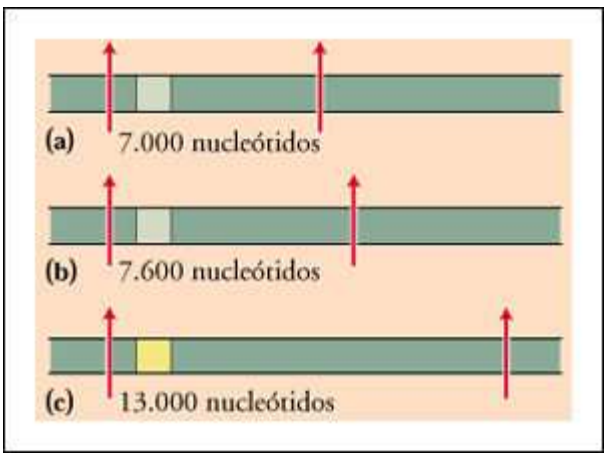
Biopsia de vellosidades coriónicas.

En la biopsia de vellosidades coriónicas, primero se toman las muestras con una jeringa que se introduce a través de la pared abdominal. El proceso se monitorea por medio de una ecografía, de la misma forma que en la amniocentesis.

Desde el punto de vista de la genética humana, una de las principales recompensas de la tecnología del DNA recombinante ha sido la capacidad de diagnosticar muchas de las enfermedades hereditarias mencionadas.

Existen marcadores que se conocen como RFLPs (se pronuncia "rif-lips" y se traduce como "polimorfismos de longitud de los fragmentos de restricción").

Los RFLPs son el resultado de variaciones naturales -mutaciones- que eliminan o alteran la secuencia de reconocimiento para una enzima de restricción. Cuando esta mutación está asociada con un alelo que causa una enfermedad genética, puede suministrar un marcador diagnóstico para ese alelo.



Una prueba, usando RFLPs para detectar la presencia del alelo de la anemia falciforme.

Al tratar el DNA humano con la enzima de restricción HpaI se producen tres fragmentos de restricción posibles que contienen el gen para la cadena beta de la hemoglobina. En personas con el alelo normal (gris) para esta proteína, los fragmentos tienen 7.000 o 7.600 nucleótidos de largo. En los individuos que llevan el alelo para la anemia falciforme, falta una secuencia de reconocimiento para la enzima de restricción HpaI (presente en el DNA de las personas con el alelo de la cadena beta de la hemoglobina normal). Como consecuencia, el fragmento generado es mayor (13.000 nucleótidos). El ligamiento entre el alelo para anemia falciforme y la pérdida del sitio para HpaI vale sólo para las poblaciones de África Occidental o que fueron originarias de esta zona. En cambio, entre los individuos de África Oriental o provenientes de ella, el alelo de la anemia falciforme está asociado con el fragmento de 7.600 nucleótidos.

Las sondas radiactivas constituyen otra herramienta para llevar a cabo la localización y aislamiento de ácidos nucleicos. Estas sondas son fragmentos cortos de DNA o de RNA de cadena simple, marcados con un isótopo radiactivo que se unen al alelo normal o mutante y pueden ser usadas para la detección y el diagnóstico. En este caso, para sintetizar cada sonda es necesario conocer la secuencia del alelo.

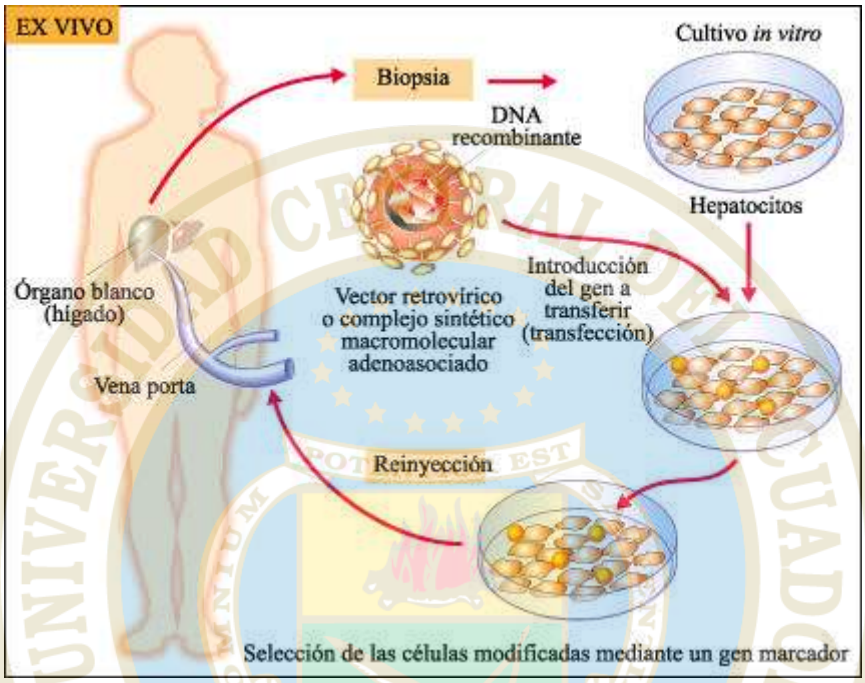
Tratamiento de las enfermedades genéticas

A lo largo de los últimos siglos la medicina ha experimentado cambios revolucionarios. Los nuevos conocimientos y prácticas surgidos de la introducción de la microscopia, la anestesia, la vacunación, los antibióticos y los trasplantes son testimonio de estas transformaciones. La medicina se prepara ahora para un giro sustancial: la utilización terapéutica del DNA, denominada terapia génica. La administración del DNA como medicamento puede, al menos teóricamente, corregir enfermedades genéticas, enlentecer la progresión de tumores, enfrentar infecciones virales y detener enfermedades neurodegenerativas. Es decir, puede dirigirse tanto a enfermedades hereditarias como a afecciones adquiridas.

La mayor parte de los ensayos de terapia génica propuestos sólo intentan suplementar con el gen útil un tipo seleccionado de células, para compensar la falta o el defecto en ese gen o aportar una nueva característica. Muchas terapias contra el cáncer intentan inducir a las células cancerosas a producir sustancias que las eliminen directamente, despierten una fuerte respuesta inmune contra ellas o anulen el aporte sanguíneo que los tumores necesitan para crecer. Los problemas técnicos que enfrenta la aplicación de la terapia génica son importantes e impiden que los resultados sean los deseados. Uno de los problemas es la baja eficiencia de los métodos de administración del DNA a las células blanco. Los genes se proveen básicamente de dos maneras; en ambos casos, los genes son primero puestos en "transportadores" o vectores -por ejemplo, virus- capaces de depositar el gen dentro de las células. En el método más común, los científicos remueven células de un tejido seleccionado del paciente, las exponen al vector que porta el gen en el laboratorio (ex vivo) y luego retornan las células corregidas genéticamente al individuo. El otro método consiste en introducir el vector portador del gen corrector directamente en el cuerpo (in vivo), por lo general en el tejido por tratar. En el cuerpo, ciertos genes son útiles sólo si su expresión es regulada de tal manera que se sintetice la cantidad apropiada de proteína en el momento adecuado. Para muchas aplicaciones de la terapia génica, esa regulación tan precisa no es necesaria. Por ejemplo, para corregir trastornos de la coagulación, como la hemofilia, todo lo que se necesita es lograr un nivel adecuado de la proteína que

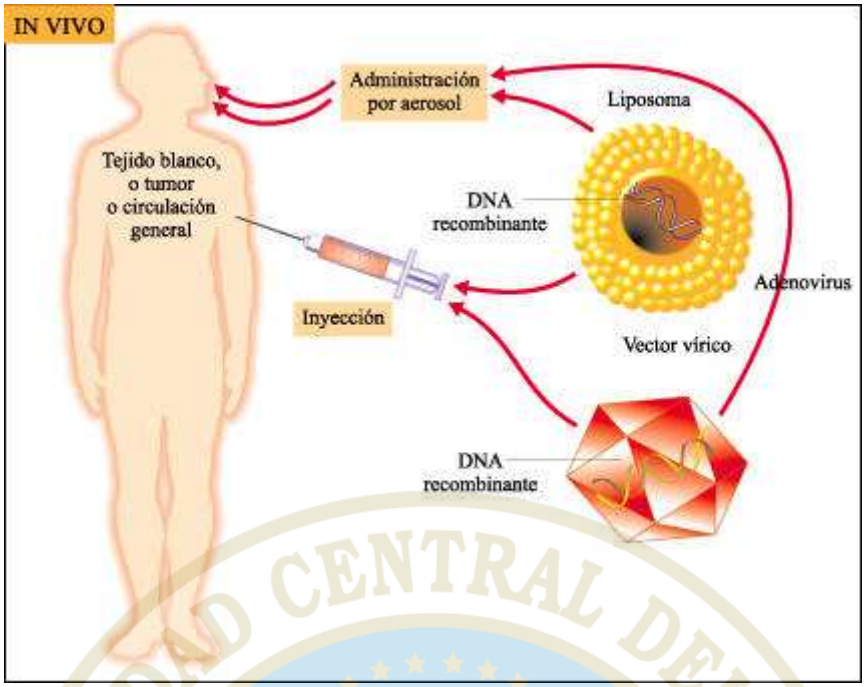
interviene en este proceso. Esta proteína puede ser provista tanto por las células hepáticas como por otras células (células musculares, fibroblastos o células de la sangre).

El desarrollo de estas estrategias ha suscitado muchas controversias, no sólo entre los científicos, sino también en diferentes sectores de la sociedad. Muchas opiniones advierten sobre los posibles riesgos de introducir DNA foráneo en el genoma de un individuo, ya que sabemos que los genes no están aislados, sino que interactúan entre sí. En la medida en que se avance tanto en la investigación clínica como en la investigación básica, probablemente se irán despejando algunas de esas dudas.



En la terapia génica se utilizan dos estrategias principales.

Una de las estrategias de la terapia génica consiste en extraer células de un paciente, cultivarlas y modificarlas in vitro -generalmente utilizando un vector viral-.Luego se reimplantan esas células en el paciente. En este caso, el riesgo de rechazo del implante por parte del sistema inmunitario es mínimo. Esta estrategia se denomina ex vivo y es la más practicada hasta el momento.



Otra estrategia de terapia génica.

Una segunda estrategia de terapia génica consiste en administrar el gen "corrector" al paciente in vivo. Con esta estrategia, sin embargo, no es posible controlar la eficacia de la transferencia del gen.

El proyecto genoma humano: genética y sociedad

En la actualidad se está llevando a cabo la mayor y más ambiciosa de las empresas acometidas alguna vez en investigación médica o biológica: mapear y secuenciar todo el genoma humano.

El objetivo más importante del denominado Proyecto Genoma Humano es determinar la secuencia completa de nucleótidos del DNA humano e identificar y localizar los genes en los cromosomas .

Para lograr esta empresa, se mapean los genes a través de marcadores y se los localiza en los cromosomas por medio de diferentes técnicas moleculares. Por otra parte, se determina la secuencia de esos genes. En los últimos años, las técnicas de secuenciación recibieron un impulso importante con el advenimiento de métodos automáticos, cada vez más eficientes.

Si bien el genoma humano presenta polimorfismos -lo que hace que la secuencia de DNA de cada persona sea diferente-, hay secuencias generales que se reconocen en todos los individuos. Una vez que un gen ha sido secuenciado en varias personas, se pueden identificar las secuencias polimórficas e intentar relacionarlas con la susceptibilidad a una determinada enfermedad. Por otra parte, la identificación de secuencias homólogas y la comparación con las de organismos modelo ampliamente estudiados, permite inferir las posibles funciones de un gen.

El 26 de junio de 2000 se presentó en sociedad el primer "borrador" con la secuencia completa del genoma humano. Esta fecha será recordada en la historia de la biología.

Sin embargo, no es suficiente conocer la descripción completa del genoma humano para comprender y curar las enfermedades, ya que la secuencia de nucleótidos no alcanza para comprender la organización funcional de los genes. Por lo tanto, nuevas tecnologías y herramientas conceptuales deben encausarse de tal modo que promuevan el estudio sistemático de la función de cada gen: una transición del estudio estructural del genoma al estudio funcional. También, a medida que se acerca el momento de finalización del proyecto, hay una creciente excitación acerca de qué podría revelar la lectura de este "libro del hombre", como ha sido llamado.

El Proyecto Genoma Humano lleva al planteo de ciertas consideraciones éticas. Muchas personas, desde distintos sectores sociales, han alertado acerca del riesgo potencial que lleva implícito este proyecto. Es posible que los resultados de esta enorme empresa, lejos de utilizarse para mejorar las condiciones de vida humana, puedan llegar a emplearse con otros fines y resultar perjudiciales para muchas personas.



El cuarto Blanco - Biblioteca Web

Sección 4. Evolución

La evolución, el proceso de cambio a lo largo del tiempo, es el hilo que conecta a la enorme diversidad del mundo vivo. Una inmensa cantidad de evidencias indica que la Tierra ha tenido una larga historia y que todos los organismos vivos -incluido el ser humano- surgieron en el curso de esa historia, a partir de formas anteriores más primitivas. Esto implica que todas las especies descienden de otras especies; en otras palabras, que todos los seres vivos comparten antecesores comunes en el pasado distante. Así, los organismos son lo que son a raíz de su historia. Una serie de evidencias llevaron a Darwin a concebir las ideas que constituyen los pilares de la teoría evolutiva contemporánea. Examinaremos esas evidencias y los puntos fundamentales de la teoría de la evolución en el capítulo 20.

El concepto de gen propuesto por Mendel -pero desconocido para Darwin- permitió comprender de qué manera las variaciones podían originarse, preservarse y transmitirse de una generación a la siguiente. Profundizaremos en las bases genéticas de la evolución en el capítulo 21.

En el capítulo 22, examinaremos el concepto de selección natural. De acuerdo con la Teoría Sintética, la selección natural es la principal fuerza de la evolución.

Uno de los problemas más relevantes que discuten los biólogos evolutivos en la actualidad es si los procesos microevolutivos pueden dar cuenta de los grandes cambios macroevolutivos que revela el registro fósil. El origen de las especies, uno de los grandes tipos de cambios macroevolutivos, es, en la actualidad, un tópico central para los biólogos evolutivos. Trataremos este tema en el capítulo 23.

Existe una pregunta que han venido formulando los especialistas desde finales del siglo XIX y que ha generado interesantes controversias: ¿Cómo y cuándo comenzó la historia de la evolución humana? Presentaremos los últimos avances en el estudio de la evolución de los homínidos en el capítulo 24.

Las características del comportamiento de un organismo -su sensibilidad y sus patrones de respuesta a estímulos particulares- son producto de la selección natural, tanto como lo es cualquiera de sus característica morfológicas, fisiológicas o bioquímicas. El estudio del comportamiento involucra a científicos de las más diversas disciplinas. Introduciremos algunos conceptos de estos fascinantes tópicos en el capítulo 25.



Capítulo 20. **Evolución: Teoría y evidencia**

La teoría de la evolución de Darwin se considera, con justicia, como el mayor principio unificador de la biología. Darwin no fue el primero en proponer una teoría de la evolución , pero fue el primero que describió un mecanismo válido por el cual podría ocurrir. Su teoría difería de teorías previas en que él imaginaba a la evolución como un proceso doble, que dependía: 1) de la existencia de variaciones heredables entre los organismos, y 2) del proceso de selección natural por el cual algunos organismos, en virtud de sus variaciones heredables, dejaban más progenie que otros.

Existen numerosas evidencias que ponen de manifiesto la existencia del proceso evolutivo. Distinguiendo el campo del que provienen, pueden reconocerse cinco fuentes de evidencia: la observación directa, la biogeografía, el registro fósil, el estudio de las homologías y la imperfección de la adaptación.

Desde la época de Darwin, se ha acumulado una gran cantidad de nuevas evidencias en todas estas categorías, particularmente en los niveles celular, subcelular y molecular, que destacan la unidad histórica de todos los organismos vivos. Una debilidad central de la teoría de Darwin, que permaneció sin resolver durante muchos años, fue la ausencia de un mecanismo válido para explicar la herencia.

En la década de 1930, el trabajo de muchos científicos se plasmó en la Teoría Sintética de la evolución, que combina los principios de la genética mendeliana con la teoría darwiniana. La Teoría Sintética ha proporcionado -y continúa proporcionando- el fundamento del trabajo de los biólogos en sus intentos por desentrañar los detalles de la historia de la vida.

La teoría de Darwin

Charles Darwin no fue el primero en proponer que la diversidad de los organismos es el resultado de procesos históricos, -pero el reconocimiento por la teoría de la evolución le pertenece por dos razones. En primer lugar su "larga argumentación"' -como fue caracterizado El Origen de las Especies- dejó poca duda acerca de que la evolución había ocurrido en realidad y, de esta manera, marcó un punto de viraje en la ciencia de la biología. La segunda razón, que está íntimamente vinculada con la primera, es que Darwin percibió el mecanismo general en virtud del cual se produce la evolución.

El concepto original de Darwin y de Wallace acerca de cómo ocurre la evolución todavía sigue proporcionando el marco básico para nuestra comprensión del proceso. Ese concepto se funda en cinco premisas:

a. Los organismos engendran organismos similares; en otras palabras, hay estabilidad en el proceso de la reproducción.

b. En la mayoría de las especies, el número de individuos que sobreviven y se reproducen en cada generación es pequeño en comparación con el número total producido inicialmente.

c. En cualquier población dada ocurren variaciones aleatorias entre los organismos individuales, algunas de las cuales son hereditarias, es decir, que no son producidas por el ambiente.

d. La interacción entre estas variaciones hereditarias, surgidas al azar, y las características del ambiente determinan en grado significativo cuáles son los individuos que sobrevivirán y se reproducirán y cuáles no. Algunas variaciones permiten que los individuos produzcan más descendencia que otros. Darwin llamó a estas características variaciones "favorables" y propuso que las variaciones favorables heredadas tienden a hacerse cada vez más comunes de una generación a otra. Este es el proceso al que Darwin llamó selección natural.

e. Dado un tiempo suficiente, la selección natural lleva a la acumulación de cambios que provocan diferencias entre grupos de organismos.

Evidencias del proceso evolutivo

La formulación de la teoría evolutiva se sustentó en un gran número de datos, a los que se han sumado posteriormente numerosas evidencias que ponen de manifiesto la evolución histórica de la vida. Podemos clasificar estas evidencias distinguiendo

las cinco principales fuentes de las que provienen: la observación directa, el estudio de la biogeografía, el registro fósil, el estudio de las homologías y la imperfección de la adaptación.

La observación directa permite apreciar, en algunos casos, la acción de la selección causada por las presiones de la civilización humana sobre otros organismos. Estos casos representan el cambio en pequeña escala que ocurre dentro de las poblaciones (microevolución). Entre los ejemplos modernos de selección natural, que actúa sobre variaciones aleatorias, se encuentra el aumento en la frecuencia de una variante negra de Biston betularia en áreas industriales, el incremento de las bacterias resistentes a antibióticos, los múltiples logros de la selección artificial y la constatación de las variaciones existentes entre poblaciones naturales pertenecientes a una misma especie.

En el método para detectar y aislar bacterias resistentes a las drogas. a) Las bacterias son cultivadas en un caldo que contiene nutrientes. b) Se esparce una muestra de la suspensión celular sobre la superficie de una placa de Petri que contiene un caldo nutritivo solidificado con agar. c) Se incuba la placa hasta que se visualizan las colonias individuales. d) Se utiliza un trozo de paño aterciopelado, ajustado alrededor de un bloque cilíndrico, para transferir una muestra de las colonias a otra placa de Petri que contiene un medio sólido con el antibiótico penicilina y que constituirá una réplica de la original. e) Sólo las bacterias resistentes a la penicilina crecerán en la placa que contiene el antibiótico.

Los ejemplos mencionados apoyan la propuesta de Darwin de la selección natural como principal mecanismo del cambio evolutivo. Sin embargo, si bien ilustran significativamente el cambio que ocurre dentro de las poblaciones, no constituyen por sí mismos evidencias del cambio evolutivo que ocurre por encima del nivel de las especies (macroevolución).

Las evidencias del cambio evolutivo a gran escala provienen de otras fuentes:

Los datos provenientes de la biogeografía evidencian qué tipos particulares de organismos se encuentran en áreas geográficas específicas, pero no en otras áreas de clima y topografía similares. Las observaciones de Darwin acerca de la distribución geográfica y una multitud de otros ejemplos biogeográficos constituyen una fuerte evidencia de que los seres vivos son lo que son y están donde están a causa de los acontecimientos ocurridos en el curso de su historia previa.

Otra línea de evidencias que ponen de manifiesto la ocurrencia de la macroevolución es la proporcionada por el registro fósil, que muestra que los organismos tienen una larga historia y que han cambiado en el curso del tiempo. El registro fósil revela una sucesión de patrones morfológicos en la que las formas más simples generalmente preceden a las más complejas. Los estudios geológicos y la recolección de especímenes vegetales y animales formaban parte de las actividades de Darwin durante el viaje del Beagle. Las costas de Sudamérica eran de interés particular, porque mostraban evidencias de extensos cataclismos con muchos estratos geológicos expuestos.

Otra prueba importante de la evolución a gran escala que se desprende del análisis del registro fósil está dada por la secuencia de aparición de ciertos grupos de organismos que permite deducir un orden evolutivo para esos grupos: primero peces, luego anfibios, luego reptiles y finalmente aves y mamíferos.

Una línea de evidencias adicional del proceso evolutivo proviene del estudio comparativo de las denominadas estructuras homólogas y de las vías bioquímicas.

Las homologías entre las estructuras, los patrones de desarrollo y la unidad bioquímica de organismos diversos denotan una ascendencia común. Las similitudes que expresan homologías son poco explicables en términos de su funcionalidad. La pata del caballo, el ala del murciélago, las aletas de una ballena están constituidas sobre la base de un mismo patrón, que incluye los mismos huesos en posiciones relativas similares. Los miembros con cinco dedos son homólogos en la medida que constituyen una similitud entre especies, que no está justificada funcionalmente. Para los naturalistas predarwinianos, ésta era una evidencia de la existencia de un "plan de la naturaleza", en un sentido místico. Para los biólogos evolucionistas, es la evidencia del origen común de estos grupos, a partir de un antecesor común que tenía cinco dedos. Si las especies hubieran sido creadas separadamente, sería imposible interpretar esta coincidencia.

Finalmente, una última línea de evidencia proviene de los estudios sobre la adaptación, también llamada la "imperfección" de la adaptación. En el curso de su carrera como naturalista, Darwin acumuló una enorme cantidad de información sobre los organismos vivos. Sobre la base de este vasto conocimiento, Darwin sabía que no todas las adaptaciones -"dispositivos"- son perfectas. Las adaptaciones simplemente son tan buenas como pueden serlo. Lejos de ser una dificultad para los evolucionistas, según lo muestra un análisis cuidadoso, la imperfección de muchas adaptaciones constituye una quinta línea de fuerte evidencia en apoyo de la evolución.

Darwin encontró numerosos ejemplos en los que comprobó que la evolución, muy lejos de operar como un delicado ingeniero que diseña y construye a cada especie a partir de un plan preconcebido y de materiales óptimos, se parecería más a un zapatero remendón que pone parches sobre diseños preexistentes. Las adaptaciones proveen evidencia no sólo de que en las poblaciones ocurren cambios graduales a lo largo del tiempo en respuesta a fuerzas selectivas del ambiente, sino también de que muchas de ellas distan de ser perfectas como consecuencia de las restricciones dadas por la historia evolutiva del grupo.

La teoría de la evolución en la actualidad

Desde la época de Darwin se ha acumulado un gran número de evidencias adicionales que sustentan la realidad de la evolución que ponen de manifiesto que todos los organismos vivos que existen hoy sobre la Tierra se han establecido a partir de formas más antiguas, en el curso de la larga historia del planeta. En verdad, toda la biología moderna es una confirmación del parentesco existente entre las numerosas especies de seres vivos y de la diferenciación y diversificación ocurrida entre ellas durante el curso del tiempo. Desde la publicación de El Origen de las Especies, el interrogante importante acerca de la evolución, ya no ha sido si ella ocurrió o no. Esto no constituye actualmente un tema de disputa para la abrumadora mayoría de los biólogos. Los interrogantes principales, y aun fascinantes, para los biólogos conciernen a los mecanismos por los cuales ocurre la evolución.

Una de las principales debilidades de la teoría de la evolución, según fuera formulada por Darwin, era la ausencia de un mecanismo válido para explicar la herencia.

El desarrollo posterior de la genética permitió dar respuesta a tres cuestiones que Darwin nunca pudo resolver: 1) ¿de qué manera se transmiten las características heredadas de una generación a la siguiente?; 2) ¿por qué las características heredadas no se "mezclan", sino que pueden desaparecer y luego reaparecer en

generaciones posteriores y 3) ¿de qué manera se originan las variaciones sobre las cuales actúa la selección natural?

La combinación de la teoría de la evolución de Darwin con los principios de la genética mendeliana se conoce como la síntesis neodarwiniana o la Teoría Sintética de la evolución. Algunos aspectos de la Teoría Sintética recientemente han sido puestos en tela de juicio, en parte como resultado de nuevos avances en el conocimiento de los mecanismos genéticos producidos por los rápidos progresos en biología molecular y, en parte, como resultado de nuevas evaluaciones del registro fósil. Las controversias actuales, que se refieren principalmente al ritmo y a los mecanismos del cambio macroevolutivo y al papel desempeñado por el azar en la determinación de la dirección de la evolución, no afectan a los principios básicos de la Teoría Sintética. Sin embargo, prometen proporcionarnos una comprensión mayor que la actual acerca de los mecanismos por los cuales ocurre la evolución.



El cuarto Blanco - Biblioteca Web

Capítulo 21. Las bases genéticas de la evolución

La genética de poblaciones es una síntesis de la teoría darwiniana de la evolución con los principios de la genética mendeliana. Para el genetista de poblaciones, una población es un grupo de organismos que se cruzan, definidos y unidos por su reservorio génico. La evolución es el resultado de los cambios acumulados en la composición del reservorio génico.

La amplitud de la variabilidad genética en una población es un determinante principal de su capacidad para el cambio evolutivo. Puede mostrarse por experimentos de selección artificial que las poblaciones naturales albergan un amplio espectro de variaciones genéticas. La amplitud de la variabilidad genética puede ser cuantificada comparando las estructuras de las proteínas y, más recientemente, mediante la secuenciación de las moléculas de DNA .

El equilibrio de Hardy-Weinberg describe el estado estacionario de las frecuencias alélicas y genotípicas que existiría en una población ideal en la cual se cumplieran cinco condiciones. El equilibrio de Hardy-Weinberg demuestra que la recombinación genética que resulta de la meiosis y de la fecundación no cambia por sí misma la frecuencia de los alelos en el reservorio génico. La expresión matemática del equilibrio de Hardy-Weinberg suministra un método cuantitativo para determinar la intensidad y la dirección del cambio en las frecuencias alélicas y genotípicas.

El principal factor de cambio en la composición del reservorio génico es la selección natural, aunque existen otros procesos involucrados. Estos procesos incluyen la mutación, el flujo de genes , la deriva genética y el apareamiento no aleatorio o preferencial.

La reproducción sexual es el factor más importante que promueve la variabilidad genética en las poblaciones. Existen otros mecanismos que garantizan la exogamia y que también contribuyen al incremento de la variabilidad.

Los biólogos evolutivos proponen que los genes estructurales existentes en la actualidad tuvieron sus comienzos en muy pocos protogenes. Estos protogenes luego se habrían duplicado y modificado por la acumulación de mutaciones durante los últimos 4.000 millones de años.

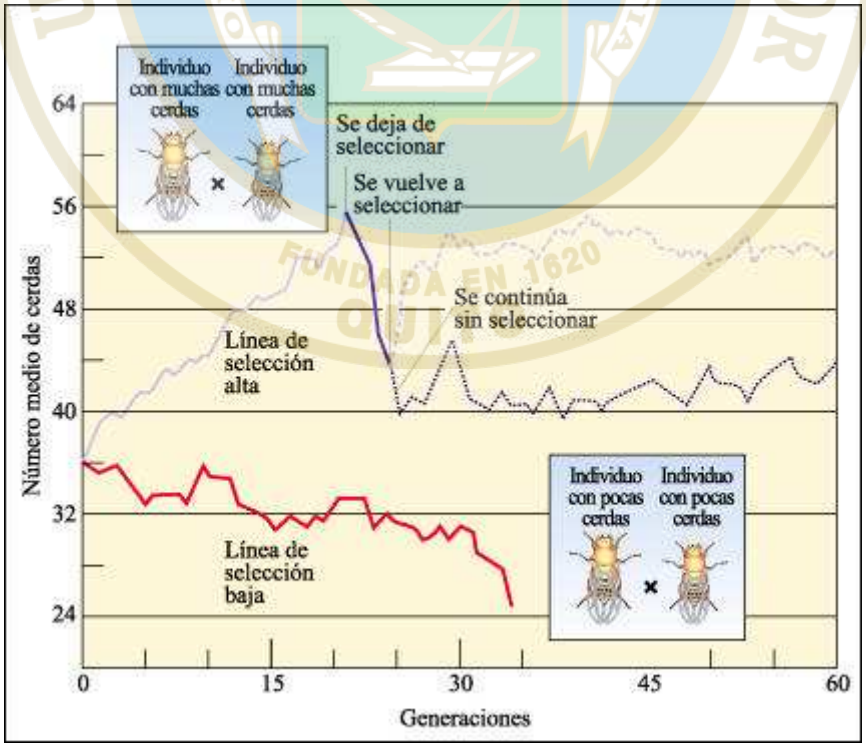
La amplitud de la variabilidad

El parecido evidente que existe entre los progenitores y sus descendientes se explica por la notable precisión con la cual el DNA se replica y se transmite de una célula a sus células hijas durante la división celular.

El DNA de las células de cualquier individuo es, excepto en el caso de mutaciones ocasionales, una réplica del DNA que el individuo recibió de sus progenitores. De hecho, los mecanismos de replicación y transmisión del DNA no sólo nos vinculan con nuestros antecesores inmediatos, sino que también expresan la relación que existe entre nosotros y todos los demás seres vivos.

Aunque la fidelidad de la duplicación es esencial para la supervivencia de los organismos individuales que componen una población, para que ocurra evolución deben producirse variaciones entre los individuos. Estas variaciones constituyen la materia prima sobre la cual operan las fuerzas evolutivas y son las que hacen posible que poblaciones sometidas a condiciones diferentes sean diferentes.

Así, la variabilidad es una característica de la población; no existe un tipo ideal sino una gama de variantes que va cambiando en el tiempo y en el espacio.



Los resultados de experimentos realizados con Drosophila melanogaster demuestran el grado de variabilidad latente en una población.

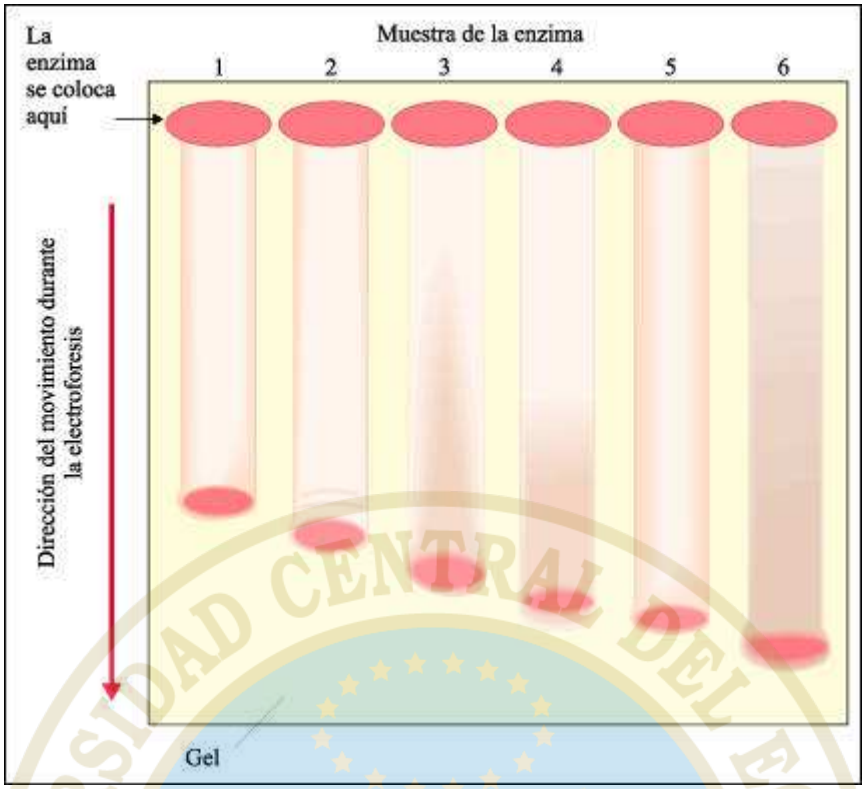
En los experimentos realizados con Drosophila, de un único linaje parental, se seleccionó un grupo para incrementar el número de cerdas de la superficie ventral (línea de selección alta) y otro para disminuir el número de cerdas (línea de selección baja). Como puede verse, la línea de selección alta alcanzó rápidamente un pico de 56 cerdas pero, luego, el conjunto comenzó a volverse estéril. Se interrumpió la selección en la generación 21 y se reanudó en la generación 24. En esta ocasión, se recuperó el alto número de cerdas anterior y no hubo una pérdida aparente en la capacidad de reproducción. Nótese que, después de la generación 24, la línea que se reproducía sin selección también fue proseguida, según lo indica el trazo azul punteado. Después de 60 generaciones, los miembros del grupo de cruzamientos libres de la línea de selección alta tuvieron un promedio de 45 cerdas. La línea de selección baja se extinguió debido a la esterilidad.

La genética de poblaciones moderna ha indagado de varias maneras diferentes la amplitud de esta variabilidad y cómo estas variaciones se mantienen en los reservorios génicos.

La selección artificial, proceso considerado como una analogía directa de la selección natural, mostró que existe una enorme cantidad de variabilidad oculta en el reservorio génico, y que esta variabilidad latente puede expresarse bajo las presiones de la selección.

El análisis a nivel molecular constituye un método más reciente para estimar la variabilidad. Sobre la base de que las secuencias de aminoácidos de las proteínas reflejan las secuencias de nucleótidos de los genes que las codifican se analizan las proteínas presentes en poblaciones naturales. Se identifican entonces proteínas (enzimas) funcionalmente diferentes que están codificadas en diferentes loci. Sobre la base de estos datos, sin analizar directamente ninguno de los genes, se puede saber cuántos alelos de cada uno de los genes responsables de codificar la información para cada una de las enzimas existe en la población y estimar así la variabilidad.

Recientemente, comenzó a ser posible realizar un nivel de análisis que los genetistas evolutivos estaban esperando con ansiedad: el estudio de la variabilidad a nivel último, es decir, a nivel del DNA. Dado que no todos los cambios en los nucleótidos dan como resultado cambios en la secuencia de aminoácidos, y que no todos los cambios en la secuencia de aminoácidos son detectables por electroforesis, se esperaba que el estudio del DNA revelara una mayor variabilidad. Estos estudios se hicieron factibles gracias a la incorporación de algunas técnicas de la biología molecular, tales como la reacción en cadena de la polimerasa -o PCR- que permiten obtener grandes cantidades de DNA a partir de unas pocas moléculas de cadena simple. La posterior secuenciación de estos productos de amplificación han permitido poner de manifiesto un amplio intervalo de variabilidad oculta, representado por mutaciones silenciosas. Estas mutaciones, previamente indetectables, son cambios puntuales en regiones no codificantes o cambios de bases que no modifican el aminoácido codificado y que, por lo tanto, no alteran la proteína resultante.



El método que usaron Hubby y Lewontin para analizar las enzimas de Drosophila fue la electroforesis.

En la técnica de electroforesis, la muestra se disuelve y se coloca en un extremo de una lámina de un gel al que se le aplica un campo eléctrico débil. La velocidad con que se mueven las moléculas en este campo eléctrico está determinada por su tamaño y por su carga eléctrica. Como resultado, es posible separar las proteínas que tienen diferencias estructurales, aunque sean muy leves. Este esquema muestra el aspecto de una electroforesis de seis formas diferentes de una enzima (alozimas). El material de cada columna fue obtenido de moscas homocigóticas para uno de los seis alelos diferentes que codifican para la enzima.

Un estado estacionario: el equilibrio de Hardy-Weinberg

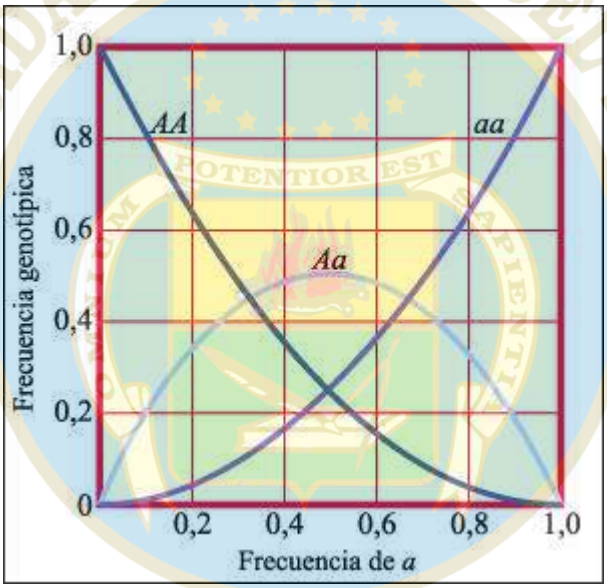
A principios del siglo XX, los genetistas comenzaban a comprender las leyes de la herencia y el origen de nueva variabilidad a partir de la mutación.

Sin embargo, dado que la evolución es un proceso que se desarrolla a través del tiempo, era necesario indagar cómo se comportaba la variabilidad presente en una población a través de las generaciones. Si en una población existen, por ejemplo, dos alelos para una misma característica que están presentes en una determinada proporción y en ciertas combinaciones genotípicas, ¿se modificará esta proporción en la siguiente generación, luego del proceso de reproducción sexual?

Esta pregunta fue respondida, en 1908, por G. H. Hardy, un matemático inglés, y por G. Weinberg, un médico alemán. Trabajando de manera independiente, Hardy y Weinberg mostraron que las combinaciones que resultan del proceso de apareamiento y reproducción que ocurre en cada generación en los organismos diploides no involucran un cambio en la composición general del reservorio génico. Para demostrar esto, propusieron un modelo teórico que permite examinar el comportamiento de los alelos en una po-blación ideal en la cual rigen cinco condiciones: 1) No ocurren mutaciones; 2) no hay desplazamiento neto de

individuos con sus genes hacia el interior de la población (inmigración) o hacia afuera (emigración); 3) la población es lo suficientemente grande como para que se apliquen las leyes de la probabilidad; o sea, es altamente improbable que el azar, por sí mismo, pueda alterar la frecuencia de los alelos; 4) el apareamiento entre individuos es al azar y 5) no hay diferencia en el éxito reproductivo de los genotipos considerados, es decir, que el llevar diferentes combinaciones alélicas no confiere ventaja a sus portadores. La progenie de todos los apareamientos posibles tiene la misma probabilidad de sobrevivir y reproducirse en la generación siguiente.

Si se considera un único gen con sólo dos alelos, A y a, se puede demostrar matemáticamente que si se cumplen las cinco condiciones mencionadas previamente, entonces las frecuencias, o proporciones relativas, de los alelos A y a en la población no cambiarán de una generación a otra. Más aun, la frecuencia de los tres genotipos posibles de estos alelos -los genotipos AA, Aa y aa- no cambiarán de una generación a la si-guiente. El reservorio génico estará en un estado estacionario -en un equilibrio- con respecto a estos alelos. Así, la ecuación de Hardy-Weinberg establece que en una población ideal, en la cual se cumplan las cinco condiciones planteadas por el modelo, ni las frecuencias alélicas ni las frecuencias genotípicas cambian de una generación a otra.



La relación entre la frecuencia del alelo a en la población y la frecuencia de los genotipos AA, Aa y aa.

Naturalmente, cuantos más AA haya, menor será la frecuencia de a. Dadas las interrelaciones de los alelos en los genotipos: AA, Aa y aa, un cambio en la frecuencia de uno u otro alelo da como resultado un cambio correspondiente, y simétrico, en las frecuencias del otro alelo y de los genotipos.

Considérese un único gen que tiene sólo dos alelos, A y a. Hardy y Weinberg demostraron matemáticamente que si se cumplen las cinco condiciones mencionadas previamente, entonces las frecuencias, o proporciones relativas, de los alelos A y a en la población no cambiarán de una generación a otra. Más aun, la frecuencia de los tres genotipos posibles de estos alelos -los genotipos AA, Aa y aa- no cambiarán de una generación a la siguiente. El reservorio génico estará en un estado estacionario -en un equilibrio- con respecto a estos alelos. Este equilibrio se expresa con la siguiente ecuación:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

En esta ecuación, la letra p designa la frecuencia de un alelo y la letra q designa la frecuencia del otro, la suma de p y q siempre debe ser igual a l (o sea, p + q representa el 100% de los alelos de ese gen particular en el reservorio génico). La expresión p^2 designa la frecuencia de individuos homocigóticos para un alelo, q^2 es la frecuencia de individuos homocigóticos para el otro alelo, y 2pq es la frecuencia de heterocigotos.

Derivación de la ecuación de Hardy-Weinberg

Para comprender de qué manera Hardy y Weinberg obtuvieron su ecuación y demostraron el equilibrio de las frecuencias alélicas y genotípicas en una población que cumplía con las cinco condiciones establecidas, observemos más de cerca el comportamiento del gen con sólo dos alelos, A y a. Nos interesan las frecuencias relativas -o sea, las proporciones- de A (p) y a (q) de una generación a la siguiente. Como notamos arriba, cuando hay sólo dos alelos, la suma de p y q debe igualar a la unidad: p + q = 1.

Por ejemplo, supongamos que, en una población particular, el 80% de los alelos del gen en estudio es del tipo A. La frecuencia de A es 0,8, o p = 0,8. Dado que hay sólo dos alelos, sabemos entonces que la frecuencia del alelo a es 0,2 (q = 1 - p).

Supongamos que las frecuencias relativas de A y a son iguales tanto en los machos como en las hembras (como ocurre con la mayoría de los alelos en las poblaciones naturales). Supongamos ahora que los machos y las hembras se aparean al azar con respecto al hecho de ser portadores de los alelos A y a. Podemos calcular las frecuencias de los genotipos resultantes dibujando un tablero de Punnett. Como puede verse en la figura anterior, las proporciones de los genotipos en la población, producida por este apareamiento al azar, serán 64% AA, 32% Aa y 4% aa.

En lugar de dibujar un tablero de Punnett, podemos hacer lo mismo de manera algebraica. Dado que p + q= 1, se sigue que:

$$\mathbf{(p+ q) \times (p+ q) = 1 \times 1 = 1}$$

o, como se recordará probablemente del álgebra:

$$\mathbf{p^2+ 2pq + q^2 = 1}$$

Esta expresión algebraica de las frecuencias genotípicas es la ecuación de Hardy-Weinberg.

Apliquemos esta explicación al apareamiento al azar que había ocurrido en nuestra población. Tomando los valores iniciales para la frecuencia de los dos alelos, obtenemos los siguientes resultados:

p^2 = 0,8 x 0,8 = 0,64 (la frecuencia de los genotipos AA)

2 pq= 2 x 0,8 x 0,2 = 0,32 (la frecuencia de los genotipos Aa)

q^2 = 0,2 x 0,2 = 0,04 (la frecuencia de los genotipos aa)

¿Qué ha ocurrido con la frecuencia de los dos alelos en el reservorio génico como resultado de esta ronda de apareamientos? Sabemos, por nuestros cálculos, que la frecuencia AA es 0,64. Además, la mitad de los alelos en los heterocigotos Aa son A, de modo que la frecuencia total del alelo A es 0,64 más la mitad de 0,32 (o sea,

0,64 más 0,16), lo cual totaliza 0,8. La frecuencia (p) del alelo A no ha cambiado. De modo semejante,la frecuencia total del alelo a es 0,04 (en los homocigotos) más 0,l6 (la mitad de los alelos en los heterocigotos) o sea 0,2. La frecuencia (q) del alelo a también ha permanecido constante.

Si ocurre otra ronda de apareamientos, la proporción de genotipos AA, Aa y aa en nuestra población será nuevamente de 64%, 32% y 4%, respectivamente. Nuevamente, la frecuencia del alelo A será 0,8, y la del alelo a 0,2. Y así sucesivamente, generación tras generación. En una población ideal, en la cual se cumplan las cinco condiciones planteadas por el modelo, ni las frecuencias alélicas ni las frecuencias genotípicas cambian de una generación a otra.

El equilibrio de Hardy-Weinberg y su formulación matemática han sido un valiosísimo fundamento para la genética de poblaciones. A primera vista, esto parece difícil de comprender, dado que es prácticamente imposible que las cinco condiciones requeridas por el modelo para que el equilibrio se mantenga se cumplan en una población natural.

Si bien las frecuencias de los alelos en las poblaciones naturales siempre están cambiando, sin la ecuación de Hardy-Weinberg no sabríamos cómo detectar el cambio, determinar su magnitud y dirección, o describrir las fuerzas que lo determinan. Sin embargo, si podemos identificar el genotipo de los individuos de una población, podremos estimar las frecuencias génicas y comparar estos datos con el modelo de Hardy-Weinberg. Si hacemos esto durante varias generaciones, podemos representar con exactitud en un gráfico los cambios que están ocurriendo en el reservorio génico y, en función de ello, investigar las causas.

Los agentes del cambio

De acuerdo con la teoría evolutiva moderna, la selección natural es la fuerza principal que explica el cambio en las frecuencias de los alelos. Existen, sin embargo, otros agentes que pueden cambiar las frecuencias de los alelos en una población. Entre estos agentes pueden distinguirse principalmente la mutación, el flujo de genes, la deriva genética y el apareamiento no aleatorio.

De acuerdo con la teoría evolutiva moderna, la selección natural es la fuerza principal que explica el cambio en las frecuencias de los alelos. Existen, sin embargo, otros agentes que pueden cambiar las frecuencias de los alelos en una población. Entre estos agentes pueden distinguirse principalmente la mutación, el flujo de genes, la deriva genética y el apareamiento no aleatorio.

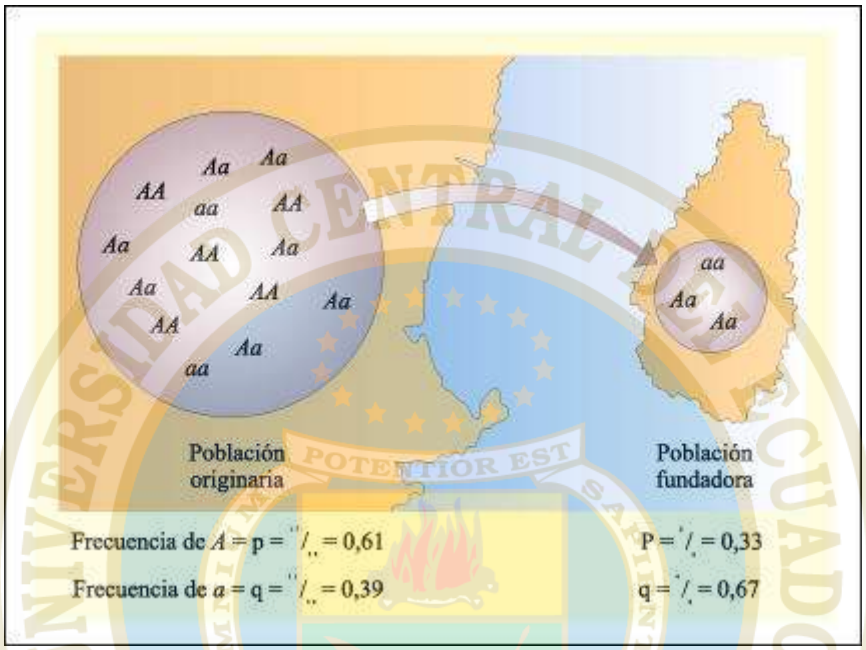
Las mutaciones ocurren al azar, o por casualidad. Esto significa que aunque la tasa de mutaciones puede ser influida por factores ambientales, las consecuencias de las mutaciones son independientes de las características del ambiente y, por lo tanto, de su potencialidad para constituirse en un beneficio o en un perjuicio para el organismo y su progenie.

El flujo de genes -la entrada o salida de los alelos del reservorio génico - pueden introducir nuevos alelos o alterar las proporciones de los alelos ya presentes y, frecuentemente, este proceso tiene el efecto de contrarrestar a la selección natural. La interrupción de flujo génico por alguna barrera geográfica es un hecho muy importante en el proceso de formación de especies nuevas.

El equilibrio de Hardy-Weinberg tiene validez sólo si la población es grande. Este requisito es necesario porque el equilibrio depende de las leyes de la probabilidad.

La deriva genética es un proceso que ocurre generalmente en poblaciones pequeñas En las poblaciones pequeñas, ciertos alelos pueden aumentar o disminuir su frecuencia y, a veces, incluso desaparecer, como resultado del azar.

Los genetistas de poblaciones y otros biólogos evolutivos generalmente concuerdan en que la deriva genética desempeña un papel significativo en la determinación del curso evolutivo de las poblaciones. Sin embargo, su importancia relativa, comparada con la de la selección natural, es un asunto que se debate actualmente. Hay, por lo menos, dos situaciones en las cuales se ha demostrado su importancia. Una de ellas es el efecto fundador.



Efecto fundador.

El efecto fundador puede manifestarse cuando una nueva población es fundada a partir de una pequeña muestra de una población original (por ejemplo la colonización de una isla no habitada anteriormente, a partir de unos pocos individuos de una población continental), las frecuencias alélicas en el grupo fundador pueden ser diferentes de las presentes en la población de donde proceden. Como consecuencia de ello, el reservorio génico de la nueva población tendrá una composición diferente al reservorio de la población originaria.

Otro caso de deriva genética aparece cuando el número de miembros de una población se reduce drásticamente por un acontecimiento que tiene poca o ninguna relación con las presiones habituales de la selección natural. A este fenómeno se lo denomina cuello de botella.

El apareamiento no aleatorio o preferencial provoca cambios en las proporciones de los genotipos y puede o no afectar las frecuencias alélicas. Una forma de apareamiento no aleatorio, particularmente importante en las plantas, es la autopolinización. En los animales, el apareamiento no aleatorio depende, a menudo, del comportamiento. Este apareamiento no aleatorio es un componente importante de selección natural en algunas especies. El apareamiento no aleatorio puede provocar cambios en las frecuencias genotípicas sin producir necesariamente ningún cambio en la frecuencia de los alelos en cuestión.

Preservación y promoción de la variabilidad

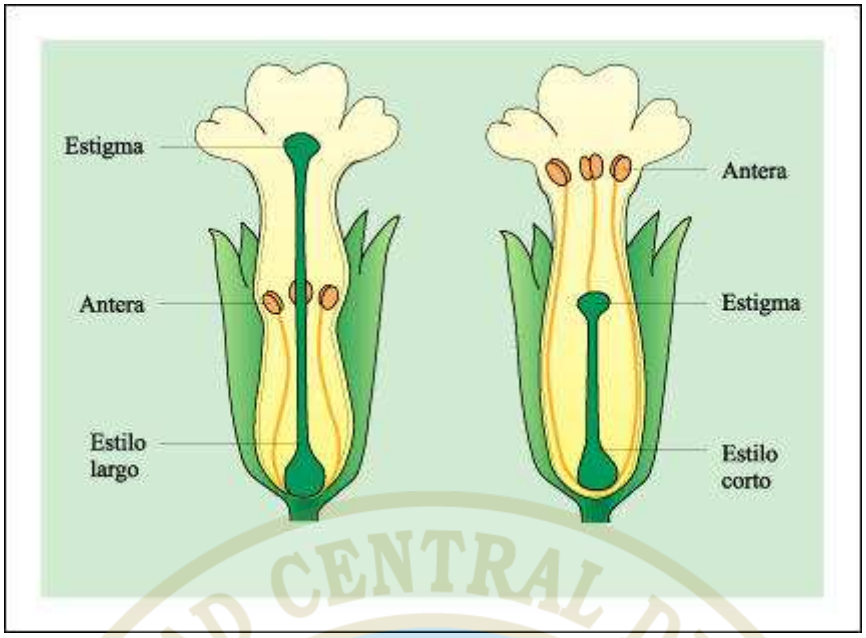
Sin duda, el mecanismo más importante por el cual se promueve la variabilidad de la progenie en los organismos eucarióticos es la reproducción sexual y lo hace de tres modos: 1) por distribución independiente de los cromosomas en la meiosis §; 2) por crossing-over con recombinación genética en la meiosis y 3) por la combinación de los dos genomas parentales en la fecundación .

En cada generación, los alelos son distribuidos en combinaciones nuevas. En contraste con esto, los organismos que se reproducen sólo asexualmente mediante procesos en los que intervienen la mitosis y la citocinesis, pero no la meiosis - excepto en el caso de que haya ocurrido una mutación durante el proceso de duplicación- el organismo nuevo será exactamente igual a su único progenitor. Con el tiempo se formarán muchos clones; cada uno de los cuales podrá llevar una o más mutaciones pero, a menos que las mismas mutaciones ocurran en los mismos clones, las combinaciones potencialmente favorables nunca se acumularán en un mismo genotipo.

En cuanto a las desventajas, los organismos que se reproducen sexualmente sólo pueden hacerlo a la mitad de la velocidad que los organismos que se reproducen asexualmente. La única ventaja para el organismo que se reproduce sexualmente es la promoción de la variabilidad, la producción de nuevas combinaciones de alelos entre la progenie. Por qué esta variabilidad resulta ventajosa para el organismo individual es objeto de una antigua y larga discusión que aún sigue abierta

En las poblaciones que se reproducen sexualmente se han desarrollado muchos mecanismos que promueven nuevas combinaciones genéticas.

Estos mecanismos incluyen la presencia de alelos de autoesterilidad y de adaptaciones anatómicas que inhiben la autofecundación en las plantas y de diversas estrategias del comportamiento que inhiben la cruza entre organismos emparentados, en los animales. La variabilidad es también preservada por la diploidía, que protege a los alelos recesivos raros de la selección natural. La selección natural también puede promover y preservar la variabilidad. En los casos de superioridad de los heterocigotos, por ejemplo, se selecciona al heterocigoto con preferencia a cualquier homocigoto, manteniendo así a ambos alelos en la población. La heterosis, o vigor híbrido, es el resultado de la superioridad del heterocigoto o bien del enmascaramiento en heterocigosis de los posibles efectos perjudicales de alelos recesivos.



Dibujos de dos tipos de flores de la misma especie que representan un ejemplo de heterostilia (distinta longitud de los estilos).

En la figura anterior puede notarse que las anteras con polen de la flor con estilo largo y el estigma de la flor con estilo corto, se encuentran a la misma altura, en medio del tubo floral. Al mismo tiempo, el estigma de la flor con estilo largo coincide con las anteras de la flor de estilo corto. Un insecto que visitara estas flores en busca de néctar, recogería polen en áreas diferentes de su cuerpo, de modo tal que el polen de la flor con estilo corto probablemente será depositado sobre los estigmas de la flor con estilo largo, y viceversa.

El origen de la variabilidad genética

Las nuevas técnicas de análisis del DNA de los cromosomas de los organismos eucarióticos ha permitido comprobar que grandes segmentos de DNA -los transposones - tienen la capacidad para producir duplicados de sí mismos y dispersar estos duplicados en otros sitios del mismo cromosoma o de otros cromosomas. Estos genes duplicados son entonces libres para transitar su propio camino evolutivo, dejando que sus funciones sean desempeñadas por los genes parentales originales. Los genes duplicados están libres, por lo tanto, de restricciones selectivas, permitiendo que se acumulen las mutaciones.

Los biólogos evolutivos proponen que los genes estructurales existentes actualmente tuvieron sus comienzos en muy pocos protogenes, que luego se duplicaron y modificaron por la acumulación de mutaciones durante los últimos 4.000 millones de años. Más importante aun es que existen evidencias claras de que este proceso de duplicación y subsiguiente mutación continúa en el presente. La duplicación y la modificación génica han desempeñado indudablemente un papel muy importante en la evolución. Es probable que, a medida que se incremente nuestra comprensión acerca de estos procesos, se requerirá una revisión de algunos aspectos de la teoría evolutiva.

Capítulo 22. La selección natural

De acuerdo con el propio relato de Darwin, el concepto de selección natural se le ocurrió en 1838 leyendo el "Ensayo sobre el principio de población" de Malthus. Darwin comprendió que todas las poblaciones -no sólo la población humana- están condenadas potencialmente a exceder los recursos de los que depende su existencia. Sólo una pequeña fracción de los individuos que podrían existir, nace, sobrevive y llega a reproducirse. Según Darwin, los que sobreviven son los que se encuentran "favorecidos", para usar su propio término, por ser portadores de ligeras variaciones ventajosas. Este proceso de mayor supervivencia y reproducción de los "favorecidos" fue llamado por él selección natural, por analogía con la selección artificial practicada por los criadores de animales y plantas domésticos.

La selección natural se define como la reproducción diferencial de genotipos que resulta de las interacciones entre los organismos individuales y su ambiente y, de acuerdo con la Teoría Sintética de la evolución, es la principal fuerza de la evolución. La selección natural puede actuar produciendo cambios o manteniendo la variabilidad dentro de una población.

La selección natural puede operar solamente sobre las características expresadas en el fenotipo. La unidad de selección es el fenotipo completo: la totalidad del organismo. En casos extremos, un sólo alelo puede ser decisivo en la selección pero, generalmente, un fenotipo exitoso es el resultado de la interacción de muchos genes.
Las tres tipos principales de selección natural son la selección normalizadora, la selección disruptiva y la selección direccional. Otro tipo de selección es la selección dependiente de lafrecuencia y una quinta categoría es la selección sexual.

La selección natural implica interacciones entre organismos individuales, su ambiente físico y su ambiente biológico -es decir, con otros organismos-. Generalmente, el resultado de la selección natural es la adaptación -aunque imperfecta- de las poblaciones a su ambiente. La adaptación al ambiente biológico resulta de la interacción recíproca de especies de organismos, es decir, de la coevolución . La postura clásica que considera a la evolución como un proceso de creciente adaptación a partir de la acción de la selección natural ha recibido numerosas críticas.

Se han propuesto que la fijación azarosa de rasgos neutrales, los procesos de alometría y heterocronía, el efecto pleiotrópico y el ligamiento genético, los emergentes arquitectónicos y las variaciones ambientales sin base genética pueden dar origen a nuevas características, en forma alternativa a la selección natural. Recientemente, se han introducido nuevos conceptos relativos a la adaptación para

distinguir la función actual de una estructura del proceso que explica su origen. Entre ellos, se cuentan la exaptación, la no aptación y la aptación, para denominar conjuntamente a las exaptaciones y las adaptaciones.

Selección natural y mantenimiento de la variabilidad

En el curso de las controversias que llevaron a la formulación de la Teoría Sintética, algunos biólogos argumentaron que la selección natural serviría sólo para eliminar al "menos apto" y, en consecuencia, tendería a reducir la variación genética de las poblaciones, actuando en este sentido como una fuerza antievolutiva. La genética de poblaciones moderna ha demostrado que esto no es cierto. La selección natural puede ser un factor crítico para preservar y promover la variabilidad en una población.

Hay muchos ejemplos de cómo puede mantenerse la variabilidad en los que diversas fuerzas selectivas puedan estar operando simultáneamente. Un buen ejemplo lo constituyen el color y los patrones de bandeado en caracoles.

En distintas especies de caracoles terrestres del género Cepaea coexisten diversas coloraciones de la concha del caracol. Además, la concha puede presentar hasta cinco bandas longitudinales de color. La evidencia fósil indica que estos diferentes tipos de conchas han coexistido durante más de 10.000 años. Los caracoles presentan un tipo de polimorfismo denominado polimorfismo equilibrado, en contraposición al polimorfismo llamado transitorio. En los ambientes uniformes, por ejemplo, hay una frecuencia más alta de caracoles sin bandas, mientras que en los hábitat irregulares y variados, como los pisos de los bosques, la mayoría tiende a ser bandeada. De modo análogo, los hábitat más verdes tienen la mayor proporción de conchas amarillas, pero entre los caracoles que viven sobre fondos oscuros, las conchas amarillas son mucho más visibles, resultando claramente desventajosas a juzgar por el éxito de captura de este tipo de concha por los zorzales, sus predadores naturales. Sin embargo, se encuentran ambos tipos de conchas en las distintas colonias, distantes unas de otras.

Parecen existir factores fisiológicos que están correlacionados con los diferentes patrones de coloración de las conchas, dado que los genes que controlan ambos aspectos conformarían un grupo de ligamiento. Esto explicaría, aunque no de manera concluyente, por qué están presentes los dos tipos. Se han hecho experimentos que muestran, por ejemplo, que los caracoles sin bandas (especialmente los amarillos) son más resistentes al calor y al frío que aquellos que presentan bandas. En otras palabras, es probable que el polimorfismo se haya mantenido porque están operando varias presiones selectivas diferentes, las cuales actúan en forma conjunta.

El resultado de estas interacciones es el mantenimiento de las variaciones genéticas que determinan el color y la formación de bandas, de modo que se establece un polimorfismo equilibrado.

Tipos de selección

Las tres categorías principales de la selección natural son: la selección normalizadora, en la cual se eliminan los fenotipos extremos de la población; la selección disruptiva, en la que se seleccionan los fenotipos extremos a expensas de formas intermedias; y la selección direccional, en la que uno de los extremos es favorecido, empujando a la población a lo largo de una vía evolutiva particular.

Otro tipo de selección es la selección dependiente de la frecuencia, en la cual la aptitud de un fenotipo disminuye a medida que se hace más común en la población y se incrementa a medida que se hace menos frecuente. Una quinta categoría, la selección sexual, es el resultado de la competencia en la búsqueda de pareja; puede aumentar en gran medida la reproducción diferencial, sin mejorar la adaptación a otros factores ambientales.

El resultado de la seleccion natural: la adaptación

La selección natural da como resultado la adaptación, con sus varios significados y manifestaciones múltiples. Implica interacciones entre organismos individuales, su ambiente físico y su ambiente biológico -es decir, con otros organismos-. En muchos casos, las adaptaciones que resultan de la selección natural pueden correlacionarse claramente con factores ambientales o con las presiones selectivas ejercidas por otros organismos.

Algunas variaciones fenotípicas intraespecíficas siguen una distribución geográfica y pueden ser correlacionadas con cambios graduales de temperatura, humedad o alguna otra condición ambiental. Esta variación gradual de una característica o de un complejo de características en correlación con un gradiente ambiental es conocida como clina.

Por otra parte, una especie que ocupa muchos hábitat diferentes puede presentar características ligeramente diferentes en cada uno de ellos. Cada uno de estos grupos que presenta fenotipos diferentes es conocido como un ecotipo. Estas diferencias entre los ecotipos ¿están determinadas completamente por el ambiente?, ¿o representan adaptaciones resultantes de la acción de la selección natural sobre la variación genética?

Experimentos realizados en la planta P. glandulosa demostraron que muchas de las diferencias fenotípicas halladas entre los ecotipos de P. glandulosa se debían a diferencias genéticas. No resulta sorprendente que en ambientes muy diferentes se hayan seleccionado distintas características. A lo largo del tiempo, las diferencias genéticas entre las plantas individuales han terminado por expresarse como diferencias genéticas entre los subgrupos de la población de P. glandulosa, que constituyen los actuales ecotipos. Este proceso puede ser el primer paso en la formación de nuevas especies.

Cuando las poblaciones de dos o más especies establecen interacciones tan estrechas que cada una ejerce una notable fuerza selectiva sobre la otra, ocurren ajustes simultáneos que dan como resultado un proceso de coevolución. Uno de los más importantes, en términos del número de especies e individuos que intervienen, es la coevolución de las flores y sus polinizadores o el de las a plantas e insectos, aquellos dos aliados y enemigos ancestrales.

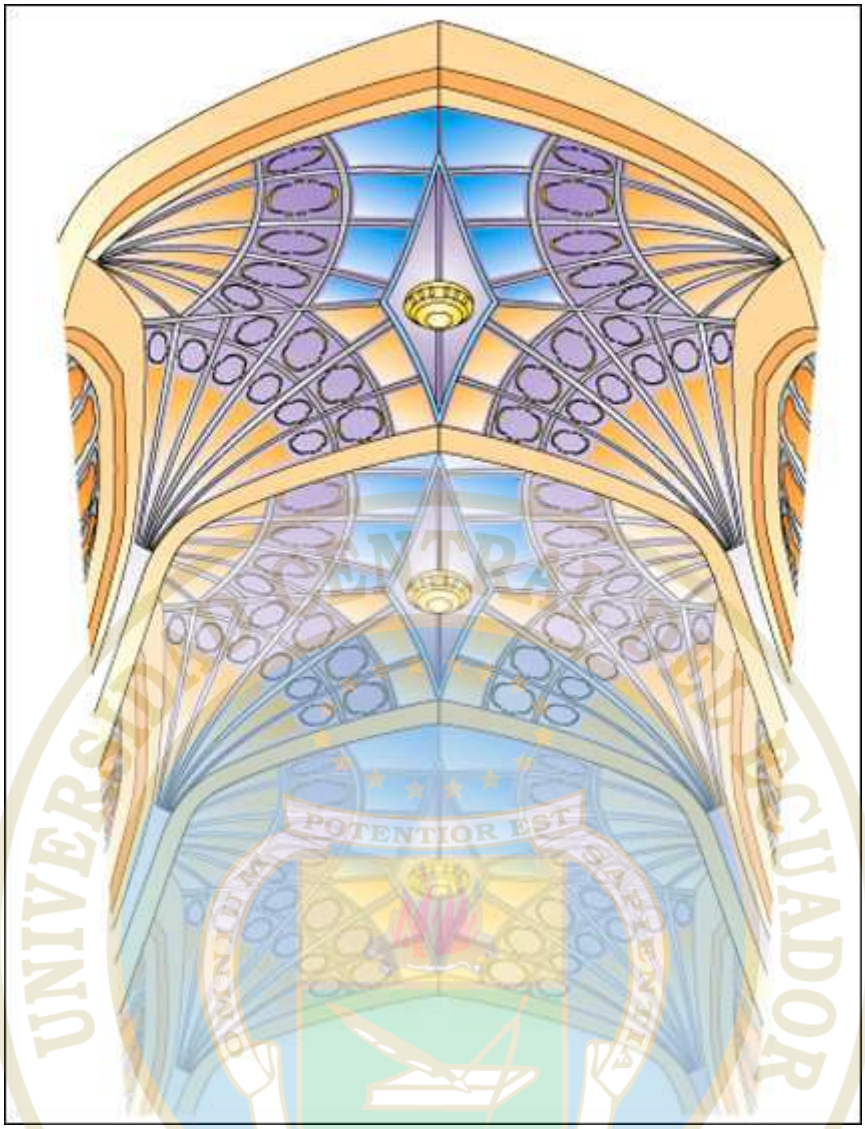
La postura clásica que considera a la evolución como un proceso de creciente adaptación a partir de la acción de la selección natural ha recibido numerosas críticas. Darwin expresó su cautela acerca del alcance explicativo de la selección natural, cuando en el prólogo de El origen de las especies afirmaba: "...estoy convencido de que la selección natural ha sido el medio más importante, si bien no el único, de modificación". Sin embargo, a partir de 1940, los genetistas que adherían a la Teoría Sintética endurecieron su postura alrededor de este argumento.

En el marco de la síntesis evolutiva, toda característica de un organismo era interpretada como una adaptación y, por lo tanto, como el resultado del proceso de selección natural. Dos décadas más tarde, se comenzó abandonar esta ortodoxia.

Por una parte, la teoría neutralista plantea que la mayoría de las variantes genéticas a nivel molecular no confieren ventaja ni desventaja al portador, por lo que se fijan o se pierden por deriva genética. Por otra parte se ha cuestionado la idea de que la selección natural es capaz de producir adaptaciones óptimas, ya que las posibilidades de cambio están drásticamente limitadas tanto por factores intrínsecos -como el programa genético, los patrones de desarrollo y la estructura del organismo-, como por factores extrínsecos -como la constante modificación del nicho que hace que la especie siempre esté un paso atrás de los requerimientos del ambiente-.

Otra de las críticas planteadas apunta a cuestionar la omnipotencia de la selección natural, es decir, ¿puede la selección natural, actuando en forma constante, perfeccionar crecientemente las características de las especies hasta llegar a producir adaptaciones óptimas? La respuesta de los críticos es un no rotundo, ya que la selección natural no hace "lo que quiere" sino "lo que puede". Si la selección natural, operando a través del cambio en las frecuencias génicas, fuera el único proceso capaz de explicar la diversidad de la vida, las posibilidades serían ilimitadas.

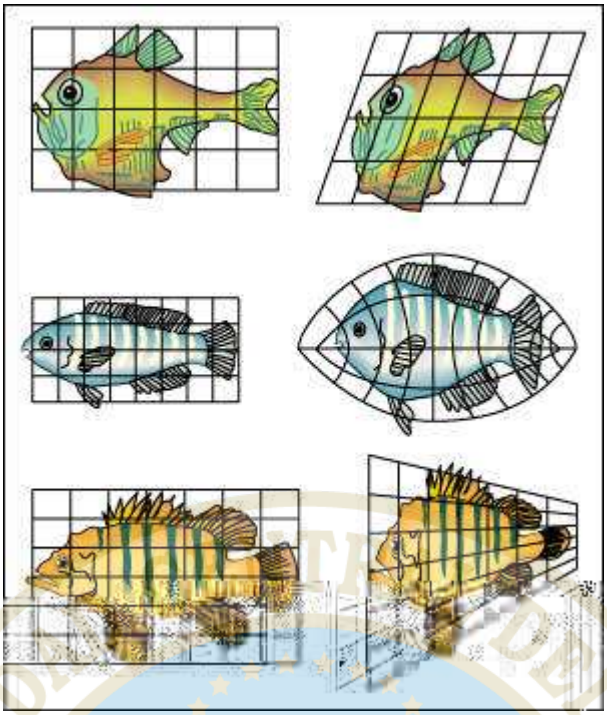
Si bien toda adaptación es una característica organísmica que se establece gradualmente, mediante un proceso de selección natural que permite acumular las pequeñas variaciones favorables, es necesario comprender que no toda característica de un organismo representa una adaptación. Los biólogos evolutivos que cuestionan esta postura la denominan panseleccionista.



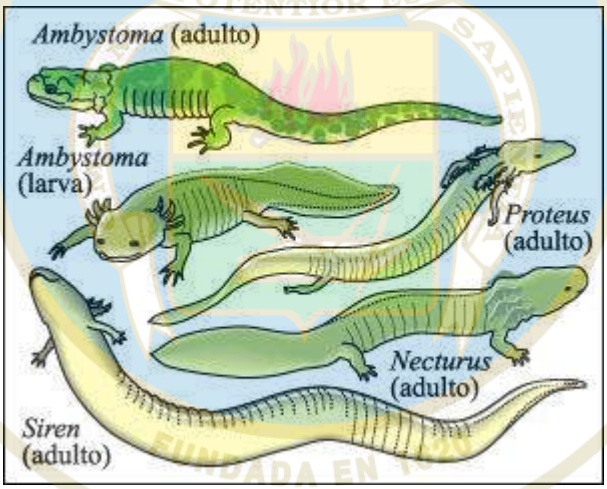
El diseño en forma de bóveda en abanico de este techo implica que necesariamente debe existir una estructura central formada por dos triángulos enfrentados. Parecen importantes pero, ¿tiene acaso una finalidad?

Estos biólogos no niegan la existencia de la adaptación, pero desplazan el interés a una mirada más plural, que permite considerar al organismo globalmente y recurrir a explicaciones alternativas a la selección natural para interpretar el origen de sus características. Conforme a los diferentes procesos que operan en las poblaciones, es posible comprender que algunos caracteres se fijan por deriva genética, es decir que su presencia se debe simplemente al azar. También es necesario considerar que una parte de la variación representa un ajuste al medio sin base genética, de modo que no se ha establecido mediante selección natural.

Se ha propuesto que en muchos casos las nuevas características pueden surgir mediante mecanismos alternativos a la selección natural tales como la fijación azarosa de rasgos neutrales, los procesos de alometría y heterocronía, el efecto de la pleiotropía y el ligamiento genético, los emergentes arquitectónicos y las variaciones ambientales sin base genética.



Una simple transformación, dada por el crecimiento diferencial de distintas partes de un mismo plan estructural (alometrías), podría explicar diferencias complejas entre especies.



Los cambios de los tiempos de desarrollo (heterocronías) pueden producir novedades evolutivas.

Las salamandras adultas de los géneros Proteus, Necturus y Siren tienen branquias toda su vida. Esta es una característica neoténica si se las compara con las etapas correspondientes a larva y adulto de algunas de las especies de salamandras del género Ambystoma.

Por otra parte, se ha discutido que no siempre la función que desempeña una estructura en un tiempo dado revela el proceso que explica su establecimiento. En muchos casos, estructuras que se han establecido por procesos alternativos a la selección natural pasan a cumplir una función adaptativa y son modeladas por la selección natural.

En otros casos, estructuras que se establecieron gradualmente por selección natural desarrollando una cierta función, pasan a desempeñar una función diferente en otra etapa de la evolución. Para estos casos se ha introducido el concepto de exaptación para denominar a las características que son incorporadas selectivamente a partir de otra previamente existente, el concepto de no aptación para denominar a las características neutrales y el de aptación para denominar conjuntamente a las exaptaciones y las adaptaciones. Esta terminología permite distinguir la función actual de una estructura del proceso que explica su origen.

Capítulo 22. **La selección natural**

De acuerdo con el propio relato de Darwin, el concepto de selección natural se le ocurrió en 1838 leyendo el "Ensayo sobre el principio de población" de Malthus. Darwin comprendió que todas las poblaciones -no sólo la población humana- están condenadas potencialmente a exceder los recursos de los que depende su existencia. Sólo una pequeña fracción de los individuos que podrían existir, nace, sobrevive y llega a reproducirse. Según Darwin, los que sobreviven son los que se encuentran "favorecidos", para usar su propio término, por ser portadores de ligeras variaciones ventajosas. Este proceso de mayor supervivencia y reproducción de los "favorecidos" fue llamado por él selección natural, por analogía con la selección artificial practicada por los criadores de animales y plantas domésticos.

La selección natural se define como la reproducción diferencial de genotipos que resulta de las interacciones entre los organismos individuales y su ambiente y, de acuerdo con la Teoría Sintética de la evolución, es la principal fuerza de la evolución. La selección natural puede actuar produciendo cambios o manteniendo la variabilidad dentro de una población.

La selección natural puede operar solamente sobre las características expresadas en el fenotipo. La unidad de selección es el fenotipo completo: la totalidad del organismo. En casos extremos, un sólo alelo puede ser decisivo en la selección pero, generalmente, un fenotipo exitoso es el resultado de la interacción de muchos genes.
Las tres tipos principales de selección natural son la selección normalizadora, la selección disruptiva y la selección direccional. Otro tipo de selección es la selección dependiente de lafrecuencia y una quinta categoría es la selección sexual.

La selección natural implica interacciones entre organismos individuales, su ambiente físico y su ambiente biológico -es decir, con otros organismos-. Generalmente, el resultado de la selección natural es la adaptación -aunque imperfecta- de las poblaciones a su ambiente. La adaptación al ambiente biológico resulta de la interacción recíproca de especies de organismos, es decir, de la coevolución . La postura clásica que considera a la evolución como un proceso de creciente adaptación a partir de la acción de la selección natural ha recibido numerosas críticas.

Se han propuesto que la fijación azarosa de rasgos neutrales, los procesos de alometría y heterocronía, el efecto pleiotrópico y el ligamiento genético, los emergentes arquitectónicos y las variaciones ambientales sin base genética pueden dar origen a nuevas características, en forma alternativa a la selección natural. Recientemente, se han introducido nuevos conceptos relativos a la adaptación para distinguir la función actual de una estructura del proceso que explica su origen. Entre ellos, se cuentan la exaptación, la no aptación y la aptación, para denominar conjuntamente a las exaptaciones y las adaptaciones.

Selección natural y mantenimiento de la variabilidad

En el curso de las controversias que llevaron a la formulación de la Teoría Sintética, algunos biólogos argumentaron que la selección natural serviría sólo para eliminar al "menos apto" y, en consecuencia, tendería a reducir la variación genética de las poblaciones, actuando en este sentido como una fuerza antievolutiva. La genética de poblaciones moderna ha demostrado que esto no es cierto. La selección natural puede ser un factor crítico para preservar y promover la variabilidad en una población.

Hay muchos ejemplos de cómo puede mantenerse la variabilidad en los que diversas fuerzas selectivas puedan estar operando simultáneamente. Un buen ejemplo lo constituyen el color y los patrones de bandeado en caracoles.

En distintas especies de caracoles terrestres del género Cepaea coexisten diversas coloraciones de la concha del caracol. Además, la concha puede presentar hasta cinco bandas longitudinales de color. La evidencia fósil indica que estos diferentes tipos de conchas han coexistido durante más de 10.000 años. Los caracoles presentan un tipo de polimorfismo denominado polimorfismo equilibrado, en contraposición al polimorfismo llamado transitorio. En los ambientes uniformes, por ejemplo, hay una frecuencia más alta de caracoles sin bandas, mientras que en los hábitat irregulares y variados, como los pisos de los bosques, la mayoría tiende a ser bandeada. De modo análogo, los hábitat más verdes tienen la mayor proporción de conchas amarillas, pero entre los caracoles que viven sobre fondos oscuros, las conchas amarillas son mucho más visibles, resultando claramente desventajosas a juzgar por el éxito de captura de este tipo de concha por los zorzales, sus predadores naturales. Sin embargo, se encuentran ambos tipos de conchas en las distintas colonias, distantes unas de otras.

Parecen existir factores fisiológicos que están correlacionados con los diferentes patrones de coloración de las conchas, dado que los genes que controlan ambos aspectos conformarían un grupo de ligamiento. Esto explicaría, aunque no de manera concluyente, por qué están presentes los dos tipos. Se han hecho experimentos que muestran, por ejemplo, que los caracoles sin bandas (especialmente los amarillos) son más resistentes al calor y al frío que aquellos que presentan bandas. En otras palabras, es probable que el polimorfismo se haya mantenido porque están operando varias presiones selectivas diferentes, las cuales actúan en forma conjunta.

El resultado de estas interacciones es el mantenimiento de las variaciones genéticas que determinan el color y la formación de bandas, de modo que se establece un polimorfismo equilibrado.

Tipos de selección

Las tres categorías principales de la selección natural son: la selección normalizadora, en la cual se eliminan los fenotipos extremos de la población; la selección disruptiva, en la que se seleccionan los fenotipos extremos a expensas de formas intermedias; y la selección direccional, en la que uno de los extremos es favorecido, empujando a la población a lo largo de una vía evolutiva particular.

Otro tipo de selección es la selección dependiente de la frecuencia, en la cual la aptitud de un fenotipo disminuye a medida que se hace más común en la población y se incrementa a medida que se hace menos frecuente. Una quinta categoría, la selección sexual, es el resultado de la competencia en la búsqueda de pareja;

puede aumentar en gran medida la reproducción diferencial, sin mejorar la adaptación a otros factores ambientales.

El resultado de la seleccion natural: la adaptación

La selección natural da como resultado la adaptación, con sus varios significados y manifestaciones múltiples. Implica interacciones entre organismos individuales, su ambiente físico y su ambiente biológico -es decir, con otros organismos-. En muchos casos, las adaptaciones que resultan de la selección natural pueden correlacionarse claramente con factores ambientales o con las presiones selectivas ejercidas por otros organismos.

Algunas variaciones fenotípicas intraespecíficas siguen una distribución geográfica y pueden ser correlacionadas con cambios graduales de temperatura, humedad o alguna otra condición ambiental. Esta variación gradual de una característica o de un complejo de características en correlación con un gradiente ambiental es conocida como clina.

Por otra parte, una especie que ocupa muchos hábitat diferentes puede presentar características ligeramente diferentes en cada uno de ellos. Cada uno de estos grupos que presenta fenotipos diferentes es conocido como un ecotipo. Estas diferencias entre los ecotipos ¿están determinadas completamente por el ambiente?, ¿o representan adaptaciones resultantes de la acción de la selección natural sobre la variación genética?

Experimentos realizados en la planta P. glandulosa demostraron que muchas de las diferencias fenotípicas halladas entre los ecotipos de P. glandulosa se debían a diferencias genéticas. No resulta sorprendente que en ambientes muy diferentes se hayan seleccionado distintas características. A lo largo del tiempo, las diferencias genéticas entre las plantas individuales han terminado por expresarse como diferencias genéticas entre los subgrupos de la población de P. glandulosa, que constituyen los actuales ecotipos. Este proceso puede ser el primer paso en la formación de nuevas especies.

Cuando las poblaciones de dos o más especies establecen interacciones tan estrechas que cada una ejerce una notable fuerza selectiva sobre la otra, ocurren ajustes simultáneos que dan como resultado un proceso de coevolución. Uno de los más importantes, en términos del número de especies e individuos que intervienen, es la coevolución de las flores y sus polinizadores o el de las a plantas e insectos, aquellos dos aliados y enemigos ancestrales.

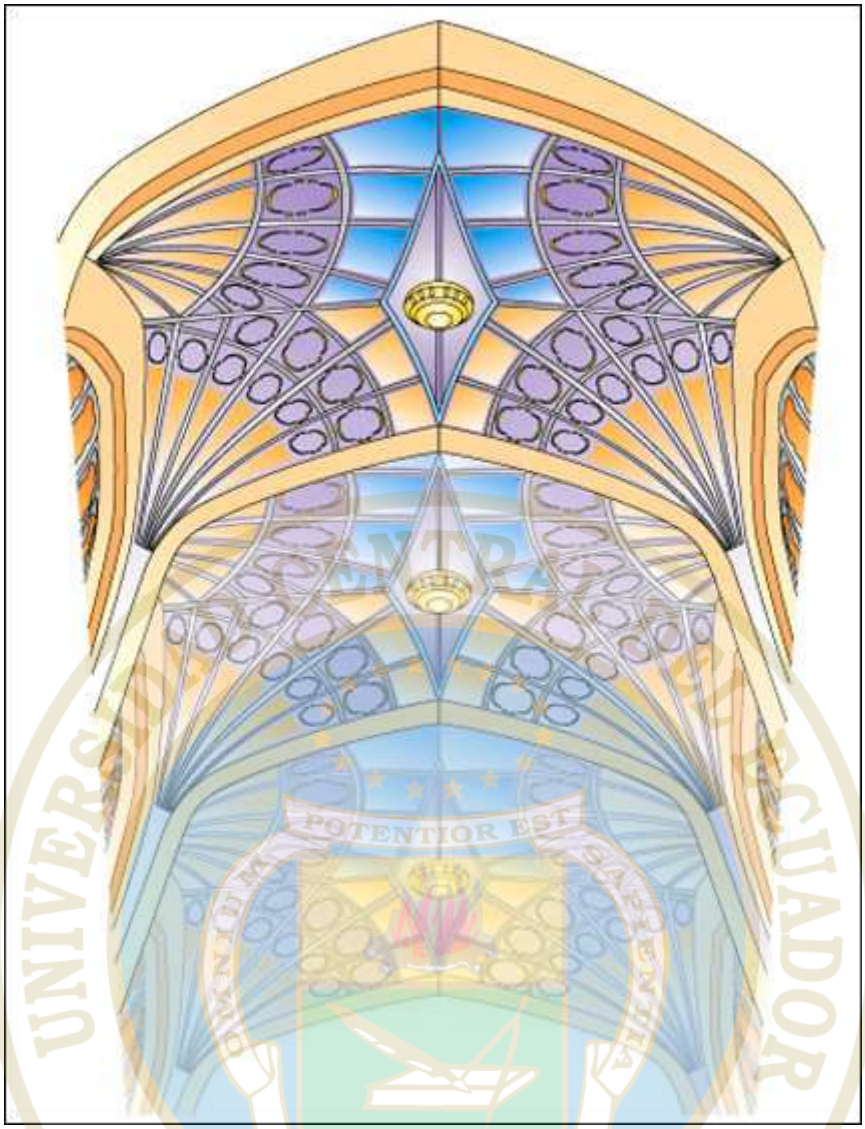
La postura clásica que considera a la evolución como un proceso de creciente adaptación a partir de la acción de la selección natural ha recibido numerosas críticas. Darwin expresó su cautela acerca del alcance explicativo de la selección natural, cuando en el prólogo de El origen de las especies afirmaba: "...estoy convencido de que la selección natural ha sido el medio más importante, si bien no el único, de modificación". Sin embargo, a partir de 1940, los genetistas que adherían a la Teoría Sintética endurecieron su postura alrededor de este argumento.

En el marco de la síntesis evolutiva, toda característica de un organismo era interpretada como una adaptación y, por lo tanto, como el resultado del proceso de selección natural. Dos décadas más tarde, se comenzó abandonar esta ortodoxia.

Por una parte, la teoría neutralista plantea que la mayoría de las variantes genéticas a nivel molecular no confieren ventaja ni desventaja al portador, por lo que se fijan o se pierden por deriva genética. Por otra parte se ha cuestionado la idea de que la selección natural es capaz de producir adaptaciones óptimas, ya que las posibilidades de cambio están drásticamente limitadas tanto por factores intrínsecos -como el programa genético, los patrones de desarrollo y la estructura del organismo-, como por factores extrínsecos -como la constante modificación del nicho que hace que la especie siempre esté un paso atrás de los requerimientos del ambiente-.

Otra de las críticas planteadas apunta a cuestionar la omnipotencia de la selección natural, es decir, ¿puede la selección natural, actuando en forma constante, perfeccionar crecientemente las características de las especies hasta llegar a producir adaptaciones óptimas? La respuesta de los críticos es un no rotundo, ya que la selección natural no hace "lo que quiere" sino "lo que puede". Si la selección natural, operando a través del cambio en las frecuencias génicas, fuera el único proceso capaz de explicar la diversidad de la vida, las posibilidades serían ilimitadas.

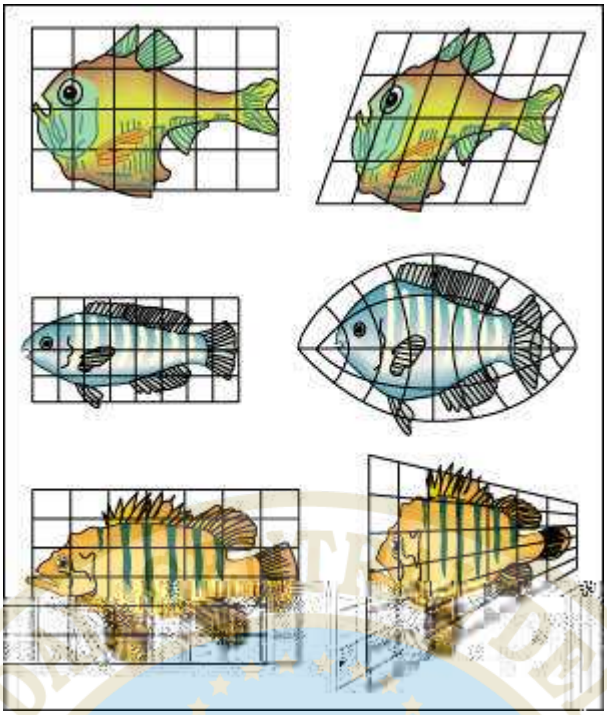
Si bien toda adaptación es una característica organísmica que se establece gradualmente, mediante un proceso de selección natural que permite acumular las pequeñas variaciones favorables, es necesario comprender que no toda característica de un organismo representa una adaptación. Los biólogos evolutivos que cuestionan esta postura la denominan panseleccionista.



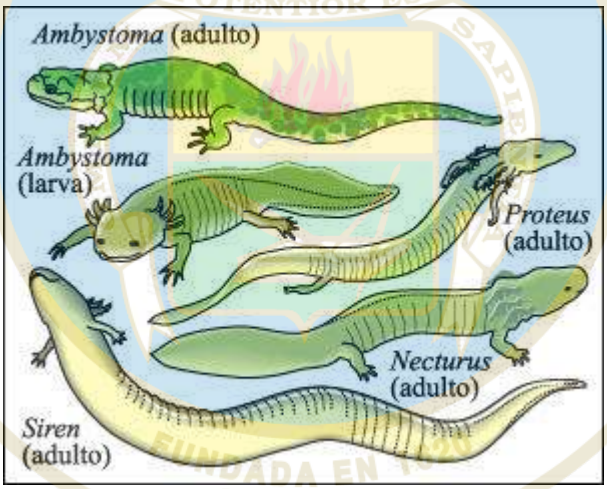
El diseño en forma de bóveda en abanico de este techo implica que necesariamente debe existir una estructura central formada por dos triángulos enfrentados. Parecen importantes pero, ¿tiene acaso una finalidad?

Estos biólogos no niegan la existencia de la adaptación, pero desplazan el interés a una mirada más plural, que permite considerar al organismo globalmente y recurrir a explicaciones alternativas a la selección natural para interpretar el origen de sus características. Conforme a los diferentes procesos que operan en las poblaciones, es posible comprender que algunos caracteres se fijan por deriva genética, es decir que su presencia se debe simplemente al azar. También es necesario considerar que una parte de la variación representa un ajuste al medio sin base genética, de modo que no se ha establecido mediante selección natural.

Se ha propuesto que en muchos casos las nuevas características pueden surgir mediante mecanismos alternativos a la selección natural tales como la fijación azarosa de rasgos neutrales, los procesos de alometría y heterocronía, el efecto de la pleiotropía y el ligamiento genético, los emergentes arquitectónicos y las variaciones ambientales sin base genética.



Una simple transformación, dada por el crecimiento diferencial de distintas partes de un mismo plan estructural (alometrías), podría explicar diferencias complejas entre especies.



Los cambios de los tiempos de desarrollo (heterocronías) pueden producir novedades evolutivas.

Las salamandras adultas de los géneros Proteus, Necturus y Siren tienen branquias toda su vida. Esta es una característica neoténica si se las compara con las etapas correspondientes a larva y adulto de algunas de las especies de salamandras del género Ambystoma.

Por otra parte, se ha discutido que no siempre la función que desempeña una estructura en un tiempo dado revela el proceso que explica su establecimiento. En muchos casos, estructuras que se han establecido por procesos alternativos a la selección natural pasan a cumplir una función adaptativa y son modeladas por la selección natural.

En otros casos, estructuras que se establecieron gradualmente por selección natural desarrollando una cierta función, pasan a desempeñar una función diferente en otra etapa de la evolución. Para estos casos se ha introducido el concepto de exaptación para denominar a las características que son incorporadas selectivamente a partir de otra previamente existente, el concepto de no aptación para denominar a las características neutrales y el de aptación para denominar conjuntamente a las exaptaciones y las adaptaciones. Esta terminología permite distinguir la función actual de una estructura del proceso que explica su origen.

Capítulo 23. **Sobre el origen de las especies**

El tema central en el estudio de la evolución es la comprensión de los principales procesos y patrones involucrados en el cambio que ha ocurrido en la historia de los seres vivos. Una cuestión central en la teoría evolutiva es si la microevolución (los cambios graduales que ocurren dentro de las especies) puede dar cuenta de la macroevolución (los cambios que ocurren por encima del nivel de especie). El proceso de especiación se considera de importancia fundamental para resolver esta cuestión.

Se define a una especie como un grupo de poblaciones naturales cuyos miembros pueden cruzarse entre sí, pero no pueden -o al menos no lo hacen habitualmente- cruzarse con los miembros de otros grupos de poblaciones. En esta definición de especie resulta central el concepto de mecanismo de aislamiento reproductivo, el cual garantiza la integridad del reservorio génico y su discontinuidad respecto del de otras especies, mediante la interrupción del flujo de genes. Existen diversos mecanismos de aislamiento reproductivo que pueden actuar a nivel precigótico o postcigótico. En la naturaleza generalmente opera más de un mecanismo de aislamiento reproductivo a la vez.

El establecimiento del aislamiento reproductivo es determinante en el origen de nuevas especies. En la actualidad, se discute si los mecanismos de aislamiento reproductivo pueden establecerse bruscamente, operando como disparador del proceso de especiación, o si, por el contrario se establecen lentamente, como una consecuencia colateral del proceso de divergencia. Este problema es importante entre los biólogos evolucionistas, ya que se relaciona con la naturaleza del proceso de especiación y con la cantidad de tiempo necesario para que se origine una nueva especie. En función de ello, se distinguen dos modos principales de especiación: la especiación por divergencia adaptativa y la especiación instantánea o cuántica. A su vez, dentro de estos modos principales se proponen diferentes mecanismos.

El estudio del proceso evolutivo a gran escala -es decir, el análisis de los patrones generales del cambio evolutivo a través del tiempo geológico- constituye la macroevolución. Este campo de estudio de la biología evolutiva se centra en el estudio de los procesos evolutivos que ocurren por encima del nivel de especie.

La magnitud de la diferenciación genética requerida para la especiación depende del modo en que ésta se produzca. Entre el cambio microevolutivo que ocurre dentro de las poblaciones y el cambio evolutivo a gran escala existe un nexo que es justamente el proceso de especiación. El análisis del registro fósil revela diversos patrones de cambio macroevolutivo: la evolución convergente, la evolución divergente, el cambio filético , la cladogénesis, la radiación adaptativa y la extinción. La macroevolución puede ser interpretada como el resultado de una combinación de estos patrones.

Se han presentado evidencias de un patrón adicional de macroevolución, conocido como modelo de los equilibrios intermitentes. Los defensores del equilibrio intermitente proponen que los cambios principales en la evolución ocurren como resultado de la selección que actúa sobre las especies, en el nivel macroevolutivo, así como la selección natural lo hace sobre los individuos, en el nivel microevolutivo.

El concepto de especie

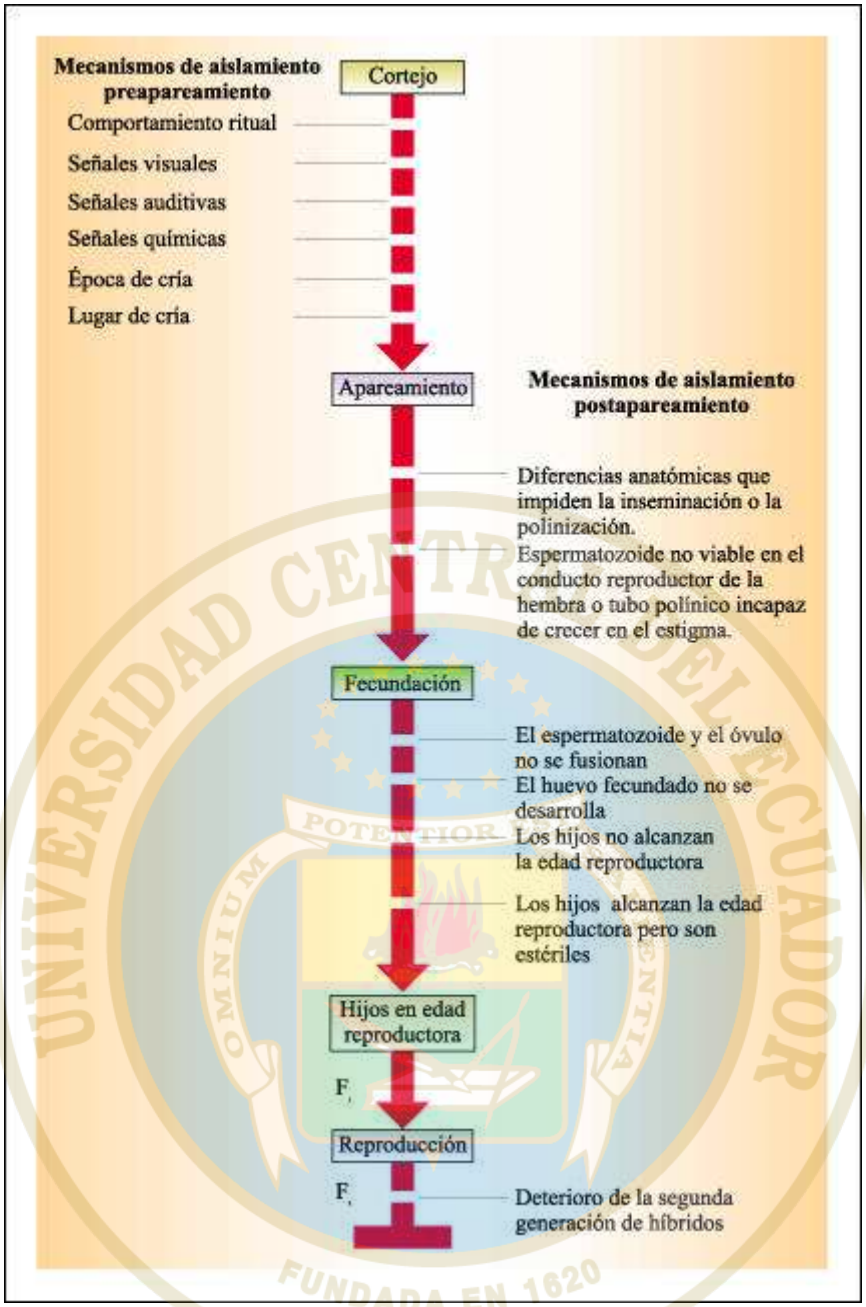
Una especie, desde un punto de vista biológico, es un grupo de poblaciones naturales cuyos miembros pueden cruzarse entre sí, pero no pueden hacerlo -o al menos no lo hacen habitualmente- con los miembros de poblaciones pertenecientes a otras especies. En este concepto, el aislamiento en la reproducción § respecto de otras especies es central.

En términos de la genética de poblaciones, los miembros de una especie comparten un reservorio génico común que está separado efectivamente de los de otras especies. La clave para mantener la integridad del reservorio génico es el establecimiento de una o varias barreras biológicas que aseguren el aislamiento genético.

Desde una perspectiva evolutiva, una especie es un grupo de organismos reproductivamente homogéneo, pero muy cambiante a lo largo del tiempo y del espacio. En muchos casos, los grupos de organismos que se separan de la población original, y quedan aislados del resto, pueden alcanzar una diferenciación suficiente como para convertirse en una nueva especie. Este proceso, denominado especiación, ha ido ocurriendo durante 3.800 millones de años, dando origen a la diversidad de organismos que han poblado la Tierra en el pasado y en la actualidad.

Los mecanismos de aislamiento reproductivo -o MARs-, impiden que dos especies diferentes se crucen. Algunos mecanismos evitan que los individuos de distintas especies se fertilicen y, por lo tanto, el cigoto no se forma. Por esta razón, se los ha denominado mecanismos de aislamiento precigótico. Entre ellos, se pueden mencionar: 1) el aislamiento ecológico o en el hábitat; 2) el aislamiento etológico o sexual; 3) el aislamiento temporal o estacional; 4) el aislamiento mecánico; 5) el aislamiento por especificidad de los polinizadores; 6) el aislamiento gamético y 7) el aislamiento por barreras de incompatibilidad.

Sin embargo, cuando las especies no se han diferenciado lo suficiente, los mecanismos de aislamiento precigótico no están consolidados, y se pueden producir apareamientos interespecíficos y formarse cigotos híbridos. En estos casos, generalmente operan los llamados mecanismos de aislamiento postcigótico, que impiden que los cigotos lleguen a desarrollarse, o que los híbridos alcancen el estado adulto. Entre ellos están: 1) la inviabilidad de los híbridos; 2) la esterilidad genética de los híbridos, o la esterilidad en el desarrollo; 3) la esterilidad cromosómica o segregacional de los híbridos y 4) el deterioro de la segunda generación híbrida.



Resumen de los mecanismos de aislamiento reproductivo. Según las especies de que se trate, el complejo proceso que va desde el cortejo en los animales (o la floración en las plantas) a los hijos híbridos reproductores (F1) o su descendencia (F2), puede estar interrumpido en diferentes etapas. En la naturaleza, el aislamiento es, en general, el resultado de más de uno de estos mecanismos.

Los dos tipos de mecanismos de aislamiento tienen las mismas consecuencias: impiden el intercambio génico entre poblaciones de distintas especies.

Algunos biólogos han planteado que, para la conformación de una especie, no resultan tan fundamentales los mecanismos que la aíslan de otras especies, sino aquellos que permiten que sus miembros se reconozcan entre sí, y así puedan aparearse. Estos mecanismos se han denominado "sistemas específicos de reconocimiento de pareja" o SERP y constituyen una manera alternativa de considerar la integridad de la especie. En lugar de analizar los aspectos negativos, es decir, los impedimentos para cruzarse con otras especies (MARs) se pueden considerar los aspectos positivos, es decir, aquellos que poseen como atributo (SERP). Sin embargo, estos dos enfoques pueden resultar complementarios si se

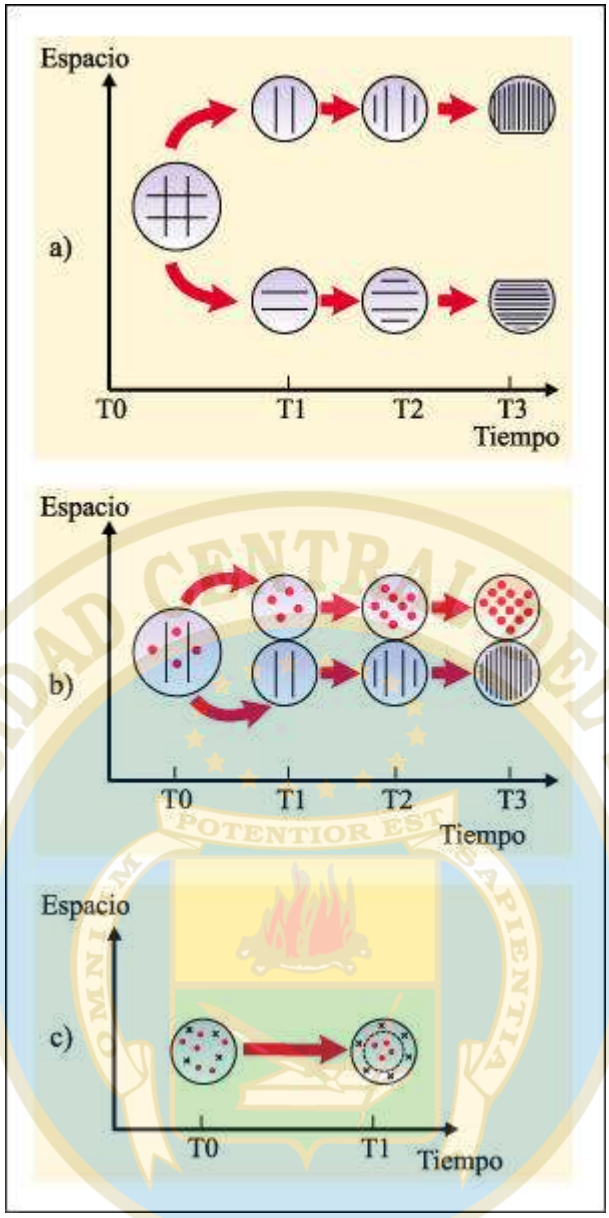
acepta que los sistemas de reconocimiento de la pareja pueden ser considerados un mecanismo de aislamiento más.

La especiación

De acuerdo con el concepto biológico de especie, el establecimiento del aislamiento reproductivo es determinante en el origen de nuevas especies, de modo que ambos procesos están, sin duda, estrechamente relacionados.

Algunos modelos proponen que las barreras de aislamiento reproductivo se establecen gradualmente, como un resultado secundario de la diferenciación entre dos poblaciones que se enfrentan a diferentes presiones selectivas. Otros, proponen que el aislamiento reproductivo puede establecerse rápidamente, iniciando el proceso de especiación.

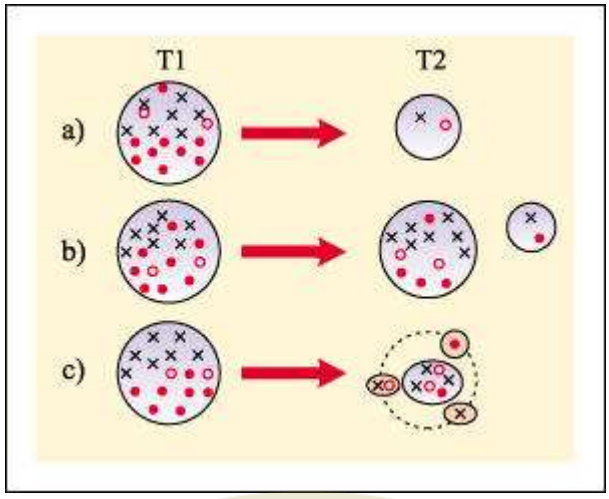
Se han propuesto numerosos modelos para explicar el proceso de especiación, sin embargo, aún no se ha encontrado el modelo de especiación universal, capaz de explicar todos los casos. De todas maneras, los modelos de especiación, capaces de representar las principales modalidades de formación de especies, resultan de gran utilidad para comprender este proceso. Tomando en consideración el modo en que se establecen los mecanismos de aislamiento reproductivo, la magnitud del tiempo involucrado en la especiación y el papel de la selección natural en la divergencia, los procesos de especiación pueden ser clasificados en dos grandes categorías. Una de ellas es la especiación por divergencia adaptativa, que corresponde al establecimiento gradual del aislamiento reproductivo.



Los esquemas representan diferentes modelos de especiación por divergencia adaptativa, según el escenario espacial en que se desarrolla el proceso.

a) Cuando la divergencia ocurre en territorios separados, se trata de especiación alopátrica. b) La especiación parapátrica ocurre en poblaciones que divergen en territorios adyacentes. c) La especiación simpátrica ocurre por diferenciación de subambientes dentro de una misma población que ocupa un único territorio.

Otro mecanismo propuesto, es la especiación instantánea o cuántica que corresponde al establecimiento brusco del aislamiento reproductivo.



Los esquemas representan tres situaciones que pueden dar lugar a procesos de especiación cuántica peripátrica.

a) Cuello de botella que provoca la reducción drástica del tamaño poblacional. b) Fundación de un aislado poblacional por migración. c) Retracción del área de distribución de la población central y establecimiento de pequeños aislados poblacionales periféricos.

El problema de la especiación constituye una importante discusión entre los biólogos evolucionistas, ya que se relaciona con la naturaleza del proceso de especiación y con la cantidad de tiempo necesario para que se origine una nueva especie. Esto sustenta diferentes interpretaciones del patrón de la historia de la vida en su conjunto reflejado en el registro fósil.

Macroevolución

La macroevolución se ocupa del estudio del proceso evolutivo a gran escala es decir, el análisis de los patrones generales del cambio evolutivo a través del tiempo geológico, y se centra en el estudio de los procesos evolutivos que ocurren por encima del nivel de especie.

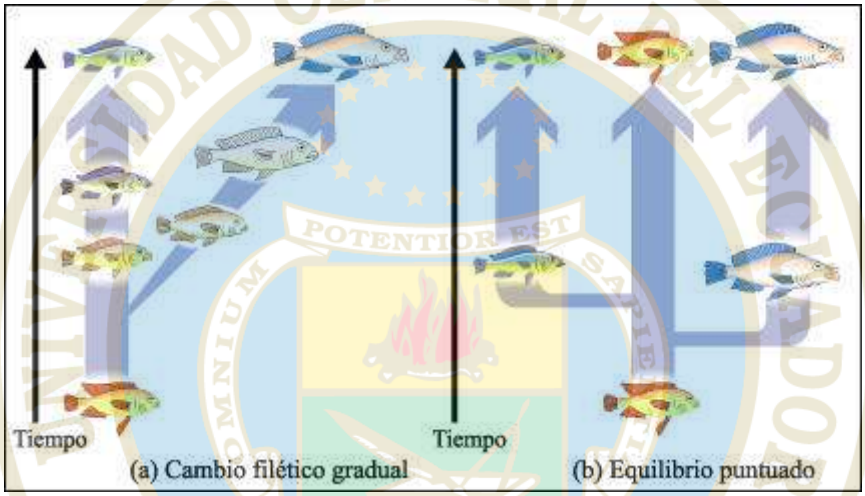
La selección natural es un proceso complejo que opera de manera continua en todas las poblaciones. Visto a una escala mayor, en el nivel macroevolutivo, la selección natural produce diferentes patrones de evolución. El análisis del registro fósil revela diversos patrones de cambio macroevolutivo: la evolución convergente, la evolución divergente, el cambio filético, la cladogénesis, la radiación adaptativa y la extinción. La evolución convergente produce adaptaciones notablemente similares en organismos lejanamente relacionados, mientras la evolución divergente conduce al establecimiento de adaptaciones ampliamente diferentes en organismos íntimamente relacionados.

El cambio filético es el cambio gradual dentro de un linaje individual a lo largo del tiempo. Por el contrario, la cladogénesis es el cambio evolutivo que produce la bifurcación de poblaciones unas respecto de otras para formar especies nuevas, originando nuevas ramas. La radiación adaptativa es la formación rápida de muchas especies nuevas a partir de un único ancestro, las cuales son capaces de invadir nuevas zonas adaptativas por poseer una nueva característica clave.

La extinción es la desaparición completa de una especie. El registro fósil muestra una tasa de extinción de fondo lenta y continua, interrumpida periódicamente por

extinciones masivas § que involucran a enormes números de especies y, en ocasiones, grupos de rango superior. La macroevolución puede ser interpretada como el resultado de una combinación de estos patrones.

Los paleontólogos S. Gould y N. Eldredge han presentado evidencias de un patrón adicional de macroevolución, conocido como modelo de los equilibrios intermitentes. Este modelo propone que las nuevas especies se forman en períodos muy breves, casi intantáneos en la escala del tiempo geológico, a partir de pequeñas poblaciones periféricas aisladas. Estas nuevas especies, en ocasiones, compiten con éxito con las especies previamente existentes, que pueden llegar a extinguirse. La ausencia de cambio gradual en el registro fósil evidencia que una vez establecidas, las especies persisten durante períodos prolongados con poco cambio (estasis), hasta que se extinguen abruptamente. Los defensores del equilibrio intermitente proponen que los cambios principales en la evolución ocurren como resultado de la selección que actúa sobre las especies en el nivel macroevolutivo, así como la selección natural lo hace sobre los individuos, en el nivel microevolutivo.



Dos de los modelos de cambio evolutivo: a) modelo filético y b) modelo de los equilibrios intermitentes.

a) En el modelo filético, los cambios antómicos y otras características del linaje se producen en forma gradual y continua, durante largos períodos. b) En el modelo de los equilibrios intermitentes, los cambios se producen rápidamente en períodos cortos de tiempo, seguidos de largos períodos en los que no se aprecian cambios. Los organismos que ilustran estas representaciones de los modelos son peces cíclidos africanos del lago Victoria. Este lago, que tiene menos de 1 millón de años de antigüedad, posee unas doscientas especies de peces cíclidos, de muchos tamaños y formas, adaptados a los diversos hábitat y tipos de alimentación disponibles en el lago. Según los datos existentes, este conjunto de especies evolucionó a partir de una única forma ancestral que existió hace sólo 200.000 años.

Capítulo 24. La evolución de los homínidos

Los primeros mamíferos se originaron a partir de un grupo de reptiles primitivos hace aproximadamente 200 millones de años y coexistieron con los dinosaurios durante 130 millones de años. La extinción de los dinosaurios fue seguida por una rápida radiación adaptativa de los mamíferos. La evolución de los primates comenzó cuando un grupo de pequeños mamíferos, semejantes a las musarañas, trepó a los árboles. La mayoría de las tendencias en la evolución de los primates parecen estar relacionadas con adaptaciones a la vida arbórea.

Los dos grupos principales de primates vivientes son los prosimios (loris, galagos, lémures y tarseros) y los antropoides (monos del Viejo Mundo, monos del Nuevo Mundo y hominoides). El análisis presentado hasta el momento sugiere que los gibones, orangutanes, gorilas y chimpancés constituyen nuestros parientes vivos más cercanos.

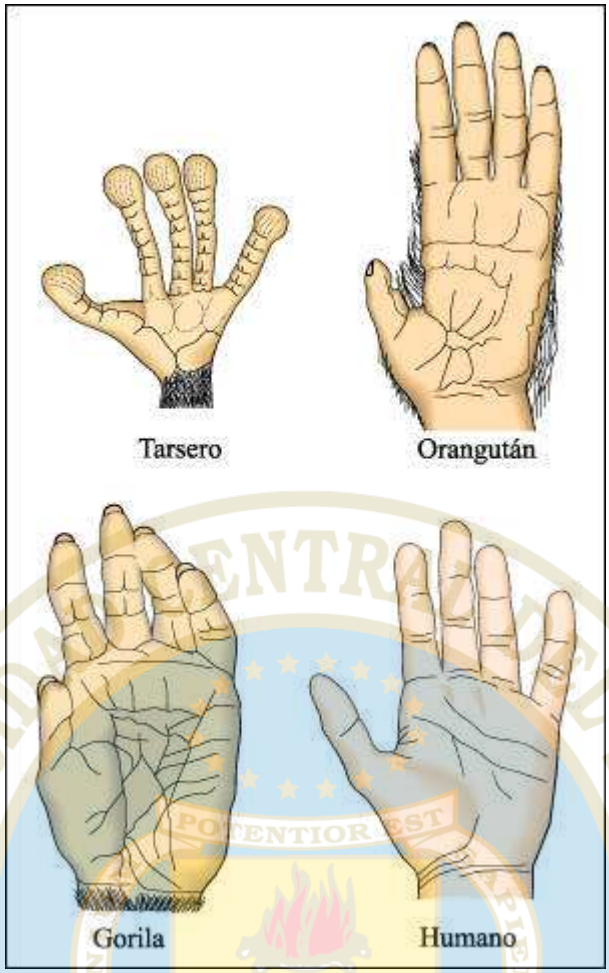
Los primeros miembros del grupo de los homínidos, los australopitecinos, se originaron hace más de 4,2 millones de años. Eran pequeños, tenían cráneos simiescos y caminaban erectos. Las especies descriptas hasta el presente incluyen a A. anamensis y A. afarensis, que constituyen el tronco ancestral, y dos linajes divergentes: australopitecinos grráciles -como A. Africanus- y robustos -como A. robustus, A. boisei y A. Aethiopicus-. Los australopitecinos robustos han sido actualmente asignados al género Paranthropus.

El origen de los humanos anatómicamente modernos está en discusión. Se proponen dos modelos: el modelo del candelabro y el modelo de Arca de Noé. La mayor parte de las evidencias, que incluyen el análisis genético, sugieren que los humanos modernos evolucionaron a partir de una población africana que migró hace aproximadamente 100 mil años y que, a medida que se expandía, fue reemplazando a las poblaciones europeas y asiáticas del género Homo establecidas previamente.

Tendencias en la evolución de los primates

Los primates son un orden de mamíferos que se adaptaron a la vida arborícola. Las principales tendencias en su evolución parecen estar relacionadas con diversas adaptaciones a este tipo de vida.

Entre las muchas adaptaciones de los primates se encuentran la mano y el brazo. Los primeros mamíferos cuadrúpedos tenían cinco dígitos separados en cada mano y en cada pie. En el curso de la evolución, diferentes presiones selectivas fueron favoreciendo una mayor eficiencia para correr, excavar y capturar la presa y llevaron al desarrollo de pezuñas y garras en la mayoría de los mamíferos y, en algunos casos, uñas. También surgieron aletas natatorias en lugar de los miembros. Los primates modernos, con pocas excepciones, tienen un pulgar divergente, que puede ser oponible al dedo índice y que incrementa la facultad de asir y la destreza manual. En el curso del desarrollo del linaje, se observa entre los primates una tendencia evolutiva hacia una capacidad de manipulación más delicada. Entre los mamíferos, los primates pueden torcer el hueso radio por encima del cúbito, lo que les confiere gran flexibilidad, a diferencia de los mamíferos y reptiles primitivos.



Algunas manos de primate.

Las manos del tarsero (un prosimio) tienen grandes almohadillas epidérmicas adhesivas con las que puede asirse de las ramas. En el orangután, los dedos son alargados y el pulgar es reducido. Esto le permite columpiarse en forma eficiente de una a otra rama asiéndolas con la mano, lo que se denomina braquiación. La mano del gorila, que utiliza para caminar y para manipular, tiene dedos cortos. El pulgar humano es proporcionalmente grande con respecto al de los otros primates y la oposición del pulgar con respecto a los otros dedos, de la que depende la habilidad manual, es superior en los humanos.

Otro resultado de las presiones selectivas en el hábitat arbóreo es el incremento de la agudeza visual, con la consiguiente reducción de la prevalencia en la función del olfato, que es el más importante de los sentidos en la mayor parte de los otros grupos de mamíferos. En casi todos los primates, las retinas tienen conos y bastones; los conos están vinculados con la visión de los colores y con la discriminación visual fina. La mayoría de los primates también tienen retinas con fóvea que permiten un enfoque fino y conos para la visión de los colores.

Otra tendencia principal en la evolución de los primates es el incremento del cuidado de las crías. Dado que los mamíferos, por definición, amamantan a su cría, las relaciones materno-filiales son generalmente más prolongadas y más fuertes que en otros vertebrados (con excepción, en algunos casos, de las aves). En los primates de mayor tamaño, las crías maduran lentamente y atraviesan por largos períodos de dependencia y aprendizaje.

Otra adaptación a la vida arbórea es la capacidad de adoptar una postura erecta. Aun los primates cuadrúpedos, como los monos, pueden sentarse erguidos. Una consecuencia de esta postura es el cambio en la orientación de la cabeza, que permite al animal mirar directamente hacia adelante mientras se mantiene en una posición vertical. Esta característica, por sobre todas las demás, es la que hace que nuestros parientes primates nos parezcan tan "humanos". La postura vertical fue una característica importante sobre la que posteriormente se sustentó la evolución de la posición erecta, característica de los humanos modernos.

Líneas principales de la evolución de los primates

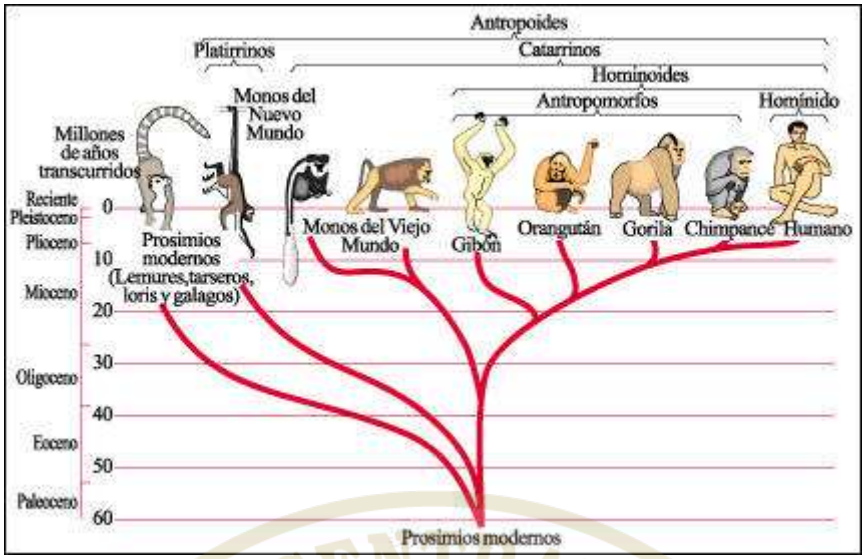
Generalmente se divide a los primates en dos grupos principales: los prosimios, que incluyen a los loris, galagos, tarseros y lémures, y los antropoides o primates superiores (que incluyen a los monos, antropomorfos y humanos.

Los prosimios modernos son mayormente animales arborícolas de tamaño pequeño a mediano y de hábitos nocturnos. En general, se alimentan de insectos o combinaciones de hojas, frutos y flores. Entre los antropoides, los monos son generalmente más grandes que los prosimios, tienen cráneos más redondeados y, en general, se los considera más inteligentes, aunque ésta es una cualidad difícil de medir. Todos los monos tienen visión estereoscópica completa y son capaces de discriminar los colores y todas las especies tienen hábitos diurnos. Las hembras muestran cuidado parental y los machos pueden desempeñar funciones de protección del grupo.

Los monos aparecieron, probablemente, como una ramificación del tronco prosimio, durante la época Eocena. Comprenden a los monos del Nuevo Mundo -los Platirrinos - y a los monos del Viejo Mundo -los Catarrinos -. Los Platirrinos evolucionaron en Sudamérica y los Catarrinos en África, durante el período Oligoceno.

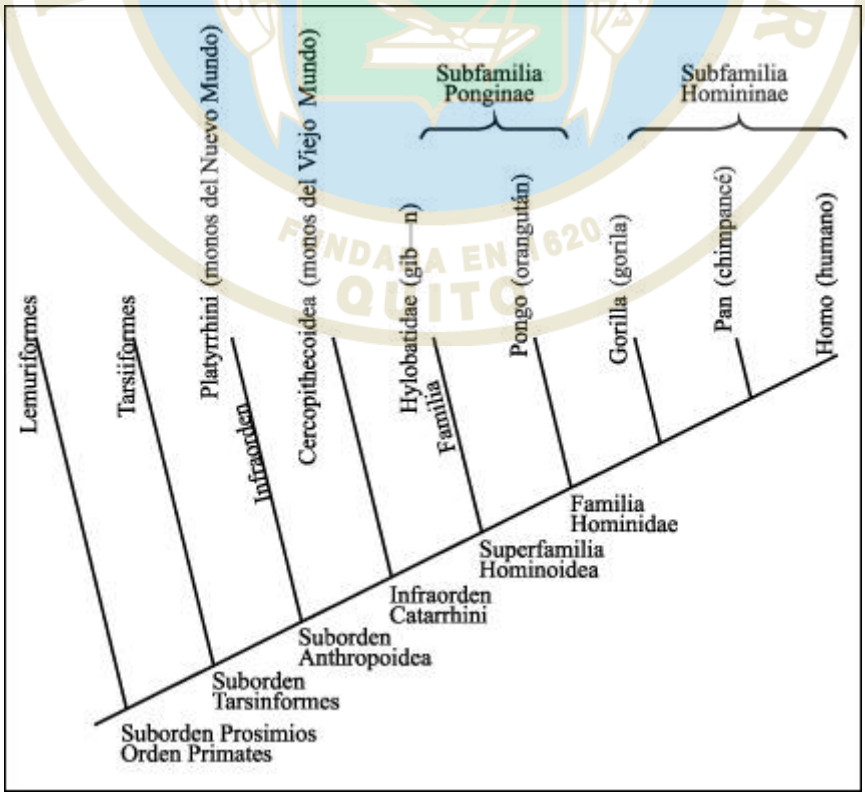
Los antropomorfos, junto con los humanos (Homo sapiens) conforman el grupo de los hominoides y son parientes de los monos del Viejo Mundo. Los hominoides y los monos del Viejo Mundo se encuentran dentro del grupo de los Catarrinos.

Los antropomorfos actuales comprenden cuatro géneros: Hylobates (gibones), Pongo (orangutanes), Pan (chimpancés) y Gorilla (gorilas). Los antropomorfos, con excepción de los gibones, son de mayor tamaño que los monos y, si se compara el volumen del cerebro con el tamaño corporal, el cerebro es también más grande. Todos los antropomorfos son capaces de suspender sus cuerpos de las ramas cuando están en los árboles aunque, entre los antropomorfos actuales, solamente los gibones se mueven principalmente por braquiación, es decir, balanceándose sostenidos de un brazo y luego del otro, con el cuerpo en posición vertical. Se cree que la suspensión vertical ha desempeñado un papel importante en la transición ocurrida desde estructuras corporales asociadas con la posición horizontal característica de los monos del Viejo Mundo y de algunos primates inferiores, hasta la estructura corporal que llevó finalmente a nuestra posición erecta. Los antropomorfos tienen brazos relativamente largos y piernas cortas y descansan el peso de la parte frontal de sus cuerpos en sus nudillos. Como resultado de esto, aun cuando se encuentren en cuatro patas, sus cuerpos se mantienen parcialmente erectos. Los gibones, orangutanes, gorilas y chimpancés parecen constituir nuestros parientes vivos más cercanos. La gran cantidad de homologías existentes entre estos simios y nuestra especie pone de manifiesto que hemos compartido con ellos un antepasado común más reciente que con ningún otro grupo de primates actuales.



Un árbol filogenético tentativo de los primates.

Tradicionalmente, hasta la década de 1980, los humanos eran situados en una familia diferente a la de los orangutanes, gorilas y chimpancés. En las actuales clasificaciones -basadas en recientes análisis de numerosos datos morfológicos, cromosómicos y moleculares- humanos, chimpancés, gorilas y orangutanes forman la misma familia Hominidae, todos descendientes de una especie ancestral próxima. Forman una rama o clado monofilético en el que se distinguen las subfamilias que integran los orangutanes (Ponginae) y la que integran gorilas, chimpancés y humanos (Homininae). Esta clasificación, en la que nuestra especie constituye una unidad taxonómica conjuntamente con los simios africanos, destaca que los integrantes de este grupo comparten un ancestro común más reciente que con cualquiera de los restantes grupos de primates.



Cladograma basado en el análisis de datos morfológicos y moleculares aportados por el grupo de Bailey, en 1991, y por el de Shoshani, en 1996.

La superfamilia Hominoidea, incluye a los gibones, a los grandes simios y a los humanos. Nótese que, en la actual clasificación, humanos, chimpancés, gorilas y orangutanes forman una rama representada por la familia Hominidae, el cual incluye a las subfamilias Ponginae (orangutanes) y Homininae (gorilas, chimpancés y humanos). Esta clasificación, en la que nuestra especie constituye una unidad taxonómica conjuntamente con los simios africanos, representa la existencia de un ancestro común más reciente entre los integrantes de este grupo que entre cualquiera de ellos y los restantes grupos de primates.

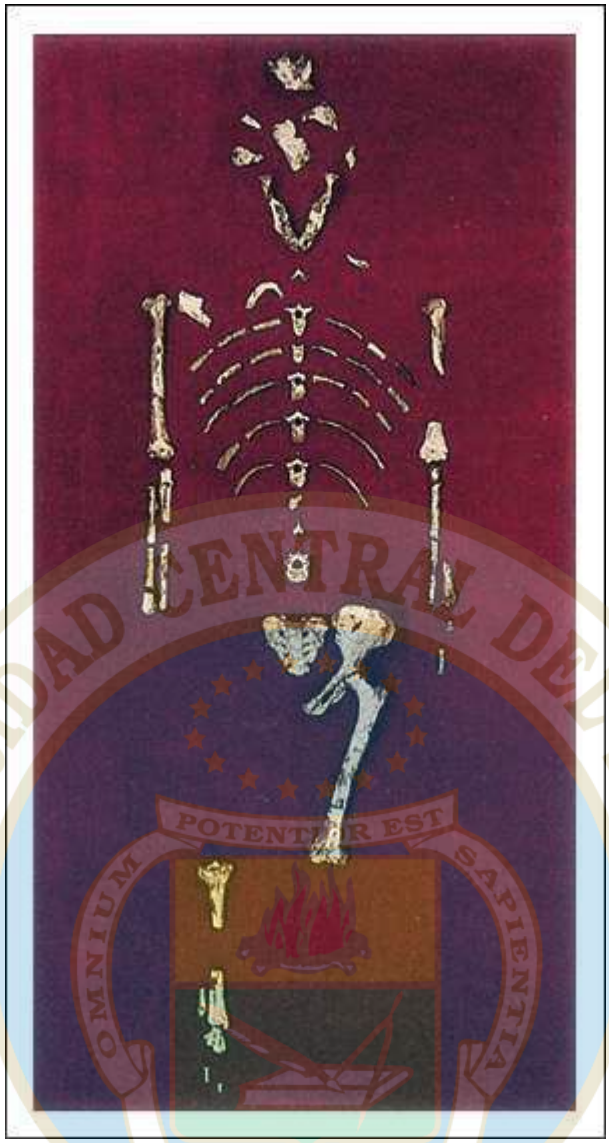
Las relaciones evolutivas existentes entre gorilas, chimpancés y humanos constituyen un problema difícil de resolver, dado que el parecido a nivel molecular es muy alto. Estudios recientes han permitido situar el momento de la separación entre los linajes de humanos y chimpancés en 4,6 a 5,0 millones de años y la divergencia entre el linaje de gorila y el de humanos-chimpancés 0,3 a 2,8 millones de años antes.

El origen de los homínidos

El primer fósil de Australopithecus ("antropomorfo del sur") fue prácticamente ignorado por varios años. Numerosos descubrimientos fósiles posteriores confirmaron la interpretación de que los australopitecinos pertenecían al árbol genealógico humano. Un cúmulo de nueva información permitió extender el horizonte de nuestros ancestros recientes para incluir a los australopitecinos y a otras especies del género Homo que se fueron describiendo posteriormente. Estos grupos constituyen lo que se denomina homínidos.

Varias características distinguen a los australopitecinos del linaje chimpancé-gorila y justifican su posición dentro del linaje de los homínidos: los humanos nos diferenciamos de gorilas y chimpancés por el andar erecto y por poseer un cerebro mayor que el de estos simios, en proporción con el tamaño corporal. También nos diferenciamos por el patrón morfológico del primer premolar. Los australopitecinos comparten con los humanos tanto el patrón bicúspide del premolar como el andar erecto, aunque el tamaño de su cerebro es aproximadamente similar al de los simios. Así, los australopitecinos son un grupo de homínidos en el que algunos caracteres distintivos ya están bien establecidos mientras que otros, como el tamaño del cerebro, retienen el estado ancestral. Estas evidencias permitieron superar el difundido prejuicio que consideraba al desarrollo cerebral como un requisito excluyente para la incorporación de un fósil a nuestro linaje.

Los australopitecinos eran pequeños, tenían cráneos simiescos y caminaban erectos. Las especies descriptas hasta el presente incluyen a A. anamensis y A. afarensis, que constituyen el tronco ancestral, y dos linajes divergentes: australopitecinos gráciles tales como A. africanus, y robustos, tales como A. robustus,A. boisei y A. aethiopicus. Los australopitecinos robustos han sido actualmente asignados al género Paranthropus.



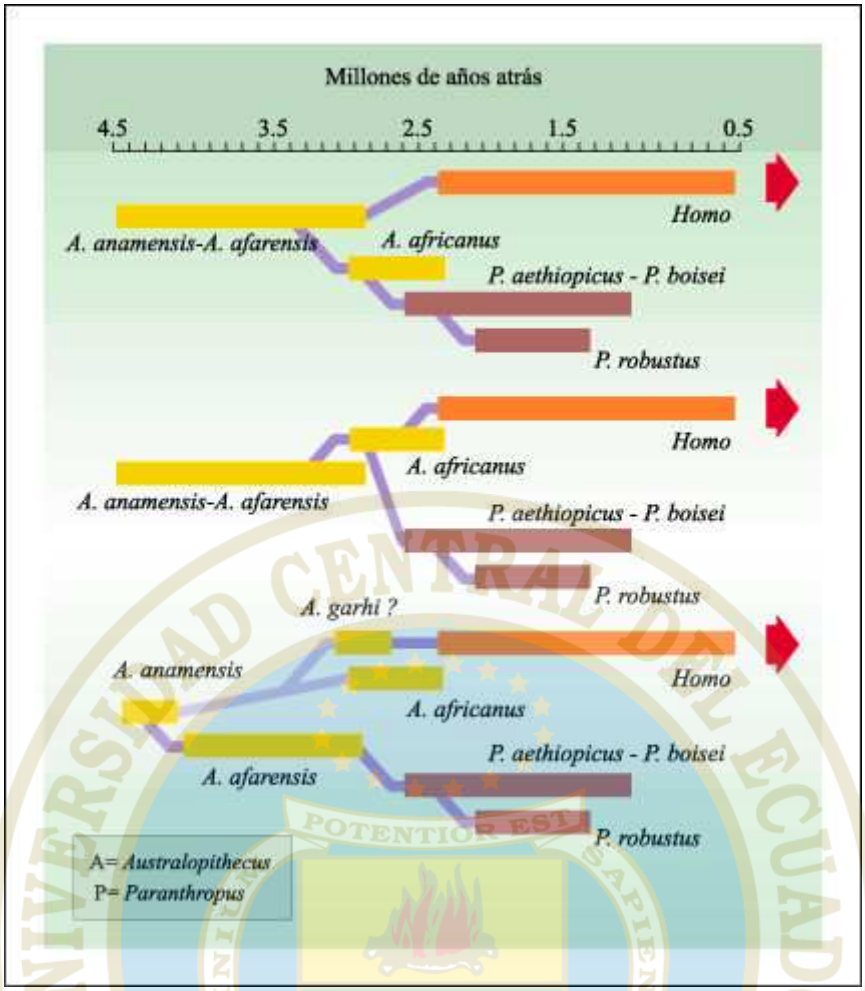
Uno de los homínidos primitivos más completos hallado hasta el momento, llamado Lucy por su descubridor, Donald Johanson.

Lucy, la "primera familia" (una notable colección de fósiles, representada por trece individuos) y otros homínidos fósiles bien conocidos, fueron descubiertos en el Triángulo de Afar, en Etiopía. Johanson sostiene que representaban una especie distinta a los previamente conocidos y los denominaron Australapithecus afarensis. Los fósiles atribuidos a la misma especie fueron descubiertos por el grupo de Leakey en Laetoli a 1.600 km de distancia, junto con un grupo de pisadas.



Comparación del cráneo y de la pelvis de un chimpancé (izquierda) y de un miembro de la "primera familia" (derecha).

Nótese que en la figura anterior los cráneos son semejantes, pero las pelvis son totalmente diferentes, produciendo las diferencias en el andar. La pelvis de la derecha se asemeja mucho más a la pelvis humana actual. Conclusión: Los homínidos caminaban en posición completamente vertical antes de que se produjera cualquier incremento significativo en el tamaño del cerebro.

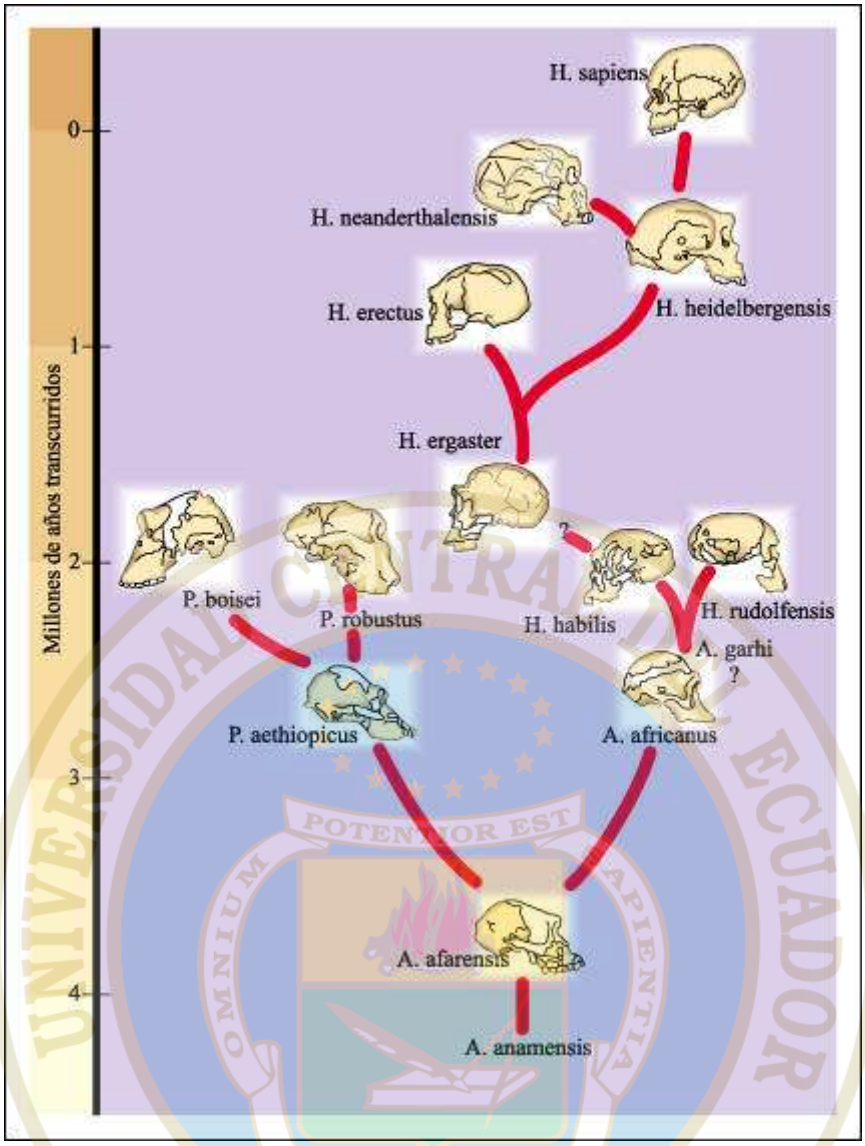


Diferentes hipótesis filogenéticas que representan las relaciones entre australopitecinos y el género Homo. Las especies robustas son referidas como un género diferente: Paranthropus

La primera especie representante del género Homo es H. habilis, primer constructor de herramientas, que aparece hace 2 millones de años.

Otra especie posterior es H. erectus, que vivió desde hace unos 1,6 millones de años hasta hace unos 300 mil años, o quizás 25.000 años. En esta especie se advierte un aumento de la talla y especialmente, del tamaño del cerebro, que alcanza en promedio 1.000 cm3, variando de 700 a 1.200 cm3 (valores que se superponen en parte con el intervalo de volúmenes cerebrales de los humanos modernos). El hacha de mano es la herramienta más representativa de este grupo. Algunos grupos, al menos ocasionalmente, ocuparon cavernas y, en etapas posteriores, dominaron el fuego, dos desarrollos que probablemente estén relacionados. Se ha sugerido que la habilidad de utilizar el fuego puede haber sido la clave del éxito de esta especie, ya que les habría permitido solucionar el problema de proveerse de calor en los climas más fríos de las nuevas regiones colonizadas.

Homo erectus, Homo habilis y los humanos modernos, Homo sapiens presentan premolares bicúspides, andar bípedo, postura erecta, cerebro grande y capacidad para construir herramientas. Considerando características tales como la talla y el tamaño del cerebro, por largo tiempo se ha propuesto a H. erectus como especie ancestral de los humanos modernos. Sin embargo, en la actualidad esta idea ha sido puesta en duda.



Una posible filogenia de los homínidos (tomada de I. Tattersall, 1993).

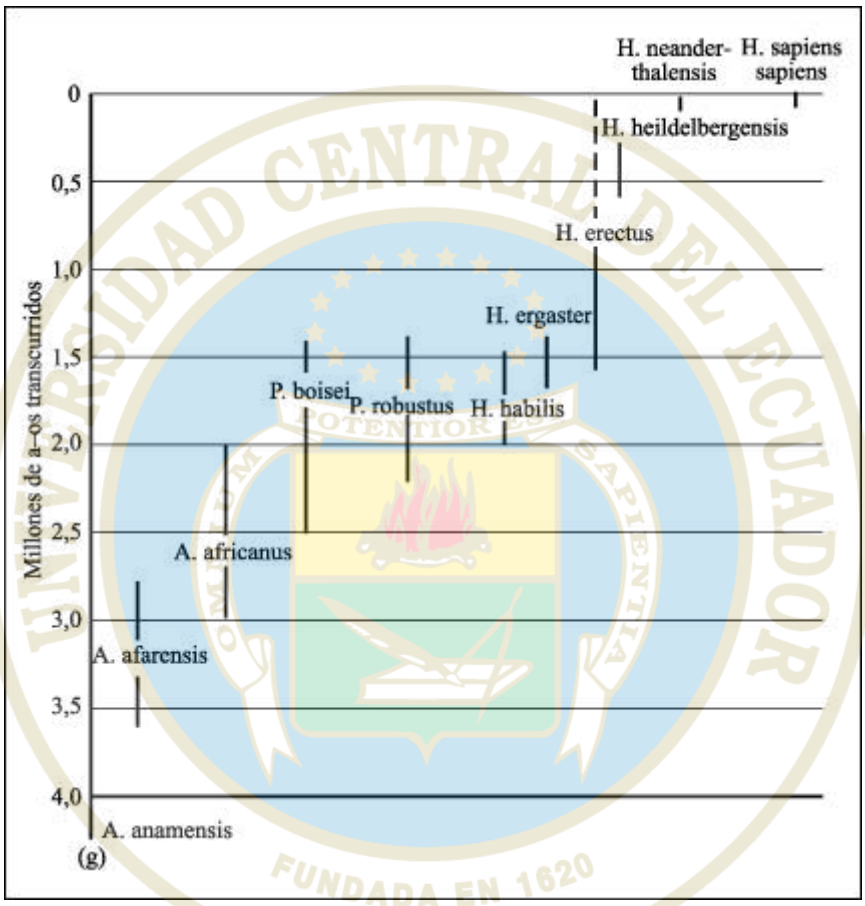
El origen de los humanos anatómicamente modernos está en discusión. El modelo del candelabro sugiere que evolucionaron a partir de diferentes poblaciones locales de H. erectus, mientras que el modelo de Arca de Noé propone que H. sapiens se originó a partir de una única población. La mayor parte de las evidencias, que incluyen el análisis genético, sugieren que los humanos modernos evolucionaron a partir de una población africana que migró hace aproximadamente 100 mil años y que, a medida que se expandía, fue reemplazando a las poblaciones europeas y asiáticas del género Homo establecidas previamente.

Procesos y patrones en la evolución humana

La nomenclatura de las especies involucradas en la evolución humana es aún muy controvertida y sus relaciones filéticas no han sido completamente clarificadas. Sin embargo, sobre la base de las evidencias encontradas, se puede reinterpretar la información y las hipótesis incorporadas en las últimas décadas. Éstas han consolidado tres nuevas ideas ampliamente aceptadas que reemplazan concepciones previas acerca de la evolución de los homínidos.

Uno de los conceptos principales que fue puesto a prueba es la hipótesis de la especie única. Ésta sostenía que existía una sóla especie de homínido y que hubo una progresión filética en línea recta, gradual y continua, desde el primer antropomorfo que caminó en posición bípeda hasta los humanos modernos.

Sin embargo, los nuevos hallazgos fósiles y la reinterpretación de los previos sugieren que la evolución de nuestro linaje, lejos de constituir un ejemplo de transformación filética, parece más bien estar signada por numerosos eventos de ramificación, es decir, por eventos cladogenéticos.



Varios modelos de los distintos orígenes propuestoa para los humanos

a) Hasta hace poco más de 25 años, se creía que la línea de los homínidos era un linaje único que había evolucionado gradualmente desde Australopithecus, pasando por Homo erectus, hasta Homo sapiens. b) Luego, sobre la base de la evidencia fósil disponible, se aceptó que había dos tipos de australopitecinos, uno robusto (A. robustus) y uno grácil de estructura más liviana (A. Africanus), y que el robusto representaba un callejón sin salida evolutivo. c-e) Subsisten interrogantes acerca del estatus de H. habilis y A. afarensis. f) Este modelo incorpora los hallazgos más recientes. Nótese que los modelos se han vuelto crecientemente "ramificados". g) Los partidarios del equilibrio intermitente se complacen en señalar que, cuántos más fósiles se descubren, mejor se puede apreciar que han existido un buen número de especies diferentes de homínidos que coexistieron. Ellos señalan que el modelo de selección de especies se ajusta mejor a la evidencia que el de cambio filético gradual en el que una especie da lugar a otra.

Todo indica que la evolución de los homínidos no fue una escalera de progreso sino un arbusto con muchas ramas, la mayoría de las cuales terminaron en la extinción. Este nuevo enfoque pone de manifiesto que nuestra supervivencia fue simplemente casual y que nuestro éxito no es el resultado de un plan preconcebido de progreso lineal.

Otro concepto fundamental se relaciona con el establecimiento de las características clave. Así como el tamaño del cerebro es variable en diferentes grupos de homínidos, el bipedalismo -la capacidad para caminar en dos pies y no en cuatro- es un rasgo que caracteriza a todo el linaje. Así, otra de las ideas centrales que surge de la actual evidencia fósil es que la marcha bípeda fue el carácter que nos puso en el camino hacia la humanidad, y no nuestra inteligencia superior.

Existen diversas hipótesis para explicar el origen de la postura bípeda y el andar erecto. Entre ellas, una alude a la "necesidad de liberación de las manos para usar herramientas", otra al desarrollo de estructuras sociales complejas y otra a un cambio de clima en África cuando el linaje se originó, provocando una gran pérdida de hábitat. Otra hipótesis, conocida como "teoría del radiador", alude a la ventaja que representa la postura bípeda frente al cambio climático, como un modo de recibir menor irradiación solar. Actualmente no existe una única explicación para el establecimiento del andar bípedo y muchos investigadores abordan este problema desde enfoques integrados que incluyen la anatomía funcional comparada, el estudio del comportamiento y la paleoecología.

Otra de las características clave del linaje es el aumento del tamaño del cerebro en sucesivas especies de Homo. Sin embargo, si consideramos el linaje en su conjunto, veremos que coexistieron especies con cerebros mayores y menores ocupando diferentes ambientes.

La adquisición de cerebros mayores en Homo ha sido interpretada por algunos investigadores como una consecuencia de procesos heterocrónicos, es decir, de cambios en las velocidades y en los tiempos de desarrollo.
En suma, el conocimiento actual acerca de los patrones de establecimiento de los caracteres clave de nuestro linaje permite desterrar la popular representación de la evolución humana, en la que una secuencia lineal de primates, con cerebros cada vez mayores, van adoptando gradualmente la postura erguida.

Capítulo 25. El comportamiento animal

Las características de comportamiento de los organismos son producto de la selección natural y afectan su aptitud . El estudio del comportamiento y su evolución es un área muy activa en la investigación biológica, que involucra a científicos de una gran variedad de disciplinas. La etología es el estudio del

comportamiento de los animales en su ambiente natural, con énfasis particular en los patrones de comportamiento específicos de especie y sus orígenes evolutivos.

Aunque todo comportamiento tiene sus raíces en el programa genético de cada individuo, sólo en pocos casos ha sido posible correlacionar un comportamiento particular con la presencia o la ausencia de alelos específicos. Los comportamientos son típicamente el resultado de las interacciones de un gran número de genes, cuya influencia es ulteriormente modificada por las interacciones del individuo con su ambiente.

Una explicación completa acerca de por qué un animal tiene un comportamiento particular implica diversos tipos de preguntas: preguntas en términos de la secuencia inmediata de los hechos fisiológicos que llevaron al comportamiento observado y preguntas acerca de cuál es el valor adaptativo de ese comportamiento, así como cuáles son sus orígenes evolutivos.

Los patrones de comportamiento que aparecen esencialmente completos la primera vez que el organismo se encuentra con el estímulo pertinente se conocen como patrones de acción fija. Los patrones de acción fija son sumamente estereotipados y rígidos y, para miembros de un especie dada de edad, sexo y condición fisiológica particular, son tan predecibles y constantes como las características anatómicas de la especie.

El aprendizaje es la modificación del comportamiento como resultado de la experiencia. Se pueden reconocer varias categorías de aprendizaje, entre ellas, la habituación , el aprendizaje asociativo -que incluye tanto el condicionamiento clásico como al condicionamiento operativo-, el troquelado y la imitación.

La gran mayoría de los organismos obtienen información del ambiente (incluidos otros organismos) a través de sus sentidos y, con esa información, pueden responder a los cambios que se van presentando. La comunicación entre dos organismos lleva implícita la transmisión de información que consiste en la interacción entre dos organismos. La información se transmite a través de un canal e involucra la transmisión de una señal. Los animales se comunican por medio de los más diversos estímulos: químicos, lumínicos, sonoros, eléctricos, vibratorios, de presión o de temperatura. Muchos animales viven en sociedades -grupos de individuos de la misma especie que conviven de una manera organizada, con división de los recursos y del trabajo y con dependencia mutua-. Desde un punto de vista evolutivo, es muy interesante el denominado comportamiento social de los animales. Este comportamiento puede ser "egoísta", "cooperativo", "altruista" o "malicioso", con diferentes consecuencias para la aptitud del dador y el receptor.

Las sociedades de insectos se cuentan entre las más grandes y más complejas de las sociedades animales.

El comportamiento y la fisiología de los miembros de la colmena son controlados por el intercambio de señales químicas en forma de feromonas.Las sociedades de vertebrados frecuentemente están organizadas en términos de dominancia social. Las jerarquías de dominancia social pueden tomar distintas formas. La territorialidad es un sistema de dominancia, por el cual sólo los animales con territorio se reproducen y los animales con mejores territorio se reproducen más.

La hipótesis de la selección por parentesco -que introduce el concepto de aptitud inclusiva- presenta una nueva explicación evolutiva para muchos patrones de comportamiento social. Los conceptos previos de aptitud evolutiva se habían enfocado sobre el número relativo de progenie sobreviviente en generaciones

futuras. La aptitud inclusiva se concentra en el número relativo de alelos del individuo que pasan de una generación a la siguiente como resultante del éxito reproductivo -ya sea del individuo o de individuos emparentados-.

Desde el punto de vista de la aptitud inclusiva, algunos científicos sostienen que el comportamiento social está regulado por el "gen egoísta", que programa al individuo no necesariamente para el bienestar del individuo ni para sobrevivir, sino para la perpetuación del alelo por cualquier media. La competencia por la representación en el reservorio génico futuro puede ocurrir no sólo entre individuos que compiten obviamente por los mismos recursos -como alimentos o pareja-, sino también entre padres y sus hijos y entre los miembros de una pareja reproductora. El altruismo es un comportamiento que acarrea un costo para el individuo que lo realiza y beneficia a otro u otros individuos. Se piensa que algunos actos de altruismo están basados en la aptitud inclusiva; otros pueden estar basados en el altruismo recíproco, el desempeño de un acto no egoísta con la expectativa de que será retribuido.

Resulta muy tentador trazar paralelismos entre el comportamiento de los humanos y el observado en otras especies. Hasta qué punto los conceptos concernientes a la evolución del comportamiento animal pueden extrapolarse a la especie humana es una cuestión que se debate actualmente. Mientras que algunos biólogos sostienen que la especie humana básicamente no es diferente de cualquier otra especie y que su comportamiento está determinado por sus genes, un grupo de opositores opina que los humanos modernos son también producto de la interacción de los genes con el ambiente (que incluye la cultura) y que, por consiguiente, aquellos análisis ya no son válidos. Además, los opositores recurren a otros argumentos basados en los múltiples factores que afectan el desarrollo de un individuo. Muchos científicos advierten sobre los peligros que acarrea el concepto de que la biología determina la conducta humana, ya que estas ideas yacen en las raíces de todas las nociones de superioridad racial y han proporcionado la fundamentación para la esclavitud, la explotación y el genocidio.

La bases del comportamiento

Los productos de determinados genes actúan, en general, de manera indirecta sobre el comportamiento final de un individuo, por ejemplo, influyendo en el desarrollo de patrones en el sistema nervioso que mediarán la respuesta comportamental. Por otra parte, muchos comportamientos están influidos por un gran número de genes. Estos aspectos del comportamiento a menudo dificultan el estudio de su base genética.

Sin embargo, el papel de los componentes genéticos ha podido ser demostrado en un comportamiento simple: la limpieza de la colmena por parte de la abeja Apis mellifera. En ocasiones, las larvas que se desarrollan en las celdas de una colmena se enferman y pueden morir. En algunas cepas, las abejas obreras abren o destapan las celdas que contienen larvas enfermas y las eliminan, manteniendo así la limpieza de la colmena. A estas abejas se las llamó "higiénicas", en contraste con las de cepas "no higiénicas" que no presentan este comportamiento.

Estudios realizados por medio de cruzamientos entre abejas "higiénicas" y " no higiénicas" revelaron una segregación mendeliana simple de rasgos comportamentales. Sin embargo, aunque los resultados sugieren la existencia de un gen para determinado comportamiento ("para destapar las celdas" y otro "para eliminar las larvas" en las abejas "higiénicas"), es importante tener presente la complejidad de este comportamiento. En la mayoría de los comportamientos, los mecanismos genéticos son considerablemente más complicados; en algunos casos,

los genes con efectos múltiples -genes pleiotrópicos - desempeñan un papel importante.

Las mosquitas de la fruta que tienen el alelo Hk, por ejemplo, son más activas que las que carecen de este alelo, saltan violentamente cuando una sombra pasa sobre ellas, exhiben un comportamiento de apareamiento anormal, y muestran movimientos rápidos de las patas cuando se las anestesia. Estas moscas tienen un lapso de vida más corto que las mosquitas sin este alelo. Más frecuentemente, las características de comportamiento son el resultado de herencia, o sea, dependen de la acción integrada de los alelos de un gran número de genes.

Las preguntas acerca del comportamiento

Se pueden plantear infinidad de preguntas acerca de un determinado comportamiento: qué neuronas están involucradas en una cierta actividad motora, qué receptores sensoriales son los que reciben el estímulo del medio externo, qué áreas del cerebro son metabólicamente más activas durante el desarrollo de una secuencia de aprendizaje y hasta qué genes se activan previo a la adquisición de un determinado comportamiento. Por otra parte, se puede preguntar acerca de cuál es la causa evolutiva de ese comportamiento: cuál es su valor adaptativo, cómo permite al animal evitar, por ejemplo, la depredación y así sobrevivir hasta la madurez, reproducirse exitosamente y dejar más descendencia que otros animales de la misma población que no presentan ese comportamiento.

Sobre esta base, es posible agrupar las preguntas en dos grandes puntos de vista: preguntas en términos de la secuencia inmediata de los hechos fisiológicos que llevaron al comportamiento observado y preguntas acerca de cuál es el valor adaptativo de ese comportamiento, así como cuáles son sus orígenes evolutivos.

Patrones de acción fija

Comportamientos como la apertura de la boca de un pichón, la succión por un bebé, o el lengüetazo de un sapo intentando capturar una mosca se desarrollan con un mínimo de experiencia sensorial. En estos casos, el patrón de comportamiento es innato y aparece esencialmente completo la primera vez que el organismo se encuentra con el estímulo pertinente.

Estos comportamientos son altamente estereotipados, rígidos y predecibles y además, no tienen un control de retroalimentación externo, es decir.

Una vez que un comportamiento de este tipo se dispara, prosigue hasta su finalización. A este tipo de comportamiento se lo conoce como patrón de acción fija.

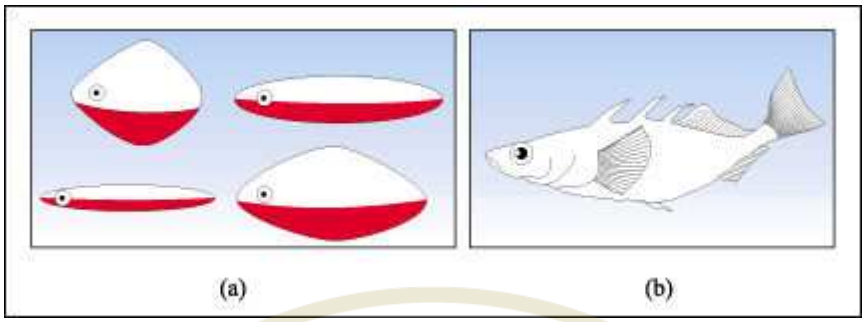
Los patrones de acción fija son específicos de cada especie. Si se comparan entre individuos de una especie dada, que poseen la edad, el sexo y la condición fisiológica adecuados, resultan tan específicos y constantes como las características anatómicas de ese individuo.

Los patrones de acción fija son iniciados por estímulos externos conocidos, los estímulos señal. Existen ciertos mecanismos preestablecidos -los mecanismos de liberación innatos- por los cuales ciertas áreas específicas dentro del cerebro responden a los estímulos señal.

Un patrón de acción fija no se manifiesta hasta que el organismo se encuentra con el estímulo señal apropiado, que entonces estimula el mecanismo de liberación

innato, poniendo en acción la secuencia de movimientos que constituyen el comportamiento.

Los colores son la señal que desencadena muchos patrones de acción fija en diferentes especies animales.



Modelos de un pez macho usados por Niko Tinbergen en sus experimentos con el pez espinoso.

a) Modelos groseros de peces machos, pintados de rojo en la superficie ventral. Estos modelos generaron reacciones mucho más intensas en los machos territoriales y en las hembras del pez espinoso (agresividad en los machos y atracción en las hembras) que b), la réplica exacta de un macho sin color.

Además, el organismo debe encontrarse en un estado fisiológico adecuado para responder; en otras palabras, debe tener un cierto nivel de motivación. El nivel de motivación influye en la potencialidad del animal para llevar a cabo un comportamiento.

Aprendizaje

Todos los patrones de comportamiento, aun aquellos que parecen relativamente completos al observarse por primera vez, dependen no sólo de las características del ambiente sino también del desarrollo fisiológico normal del animal. Un gran número de comportamientos requiere también de aprendizaje, un proceso en el cual las respuestas del organismo se modifican como resultado de la experiencia.

Una de las formas más simples del aprendizaje es la habituación, en la que un organismo reduce o suprime la respuesta a un estímulo persistente (como el caso de las palomas de las plazas que dejan de manifestar la reacción de huida frente a personas y autos). La habituación se diferencia de la fatiga que se manifiesta como una incapacidad para responder, que revierte con la recuperación, y de la adaptación sensorial, que consiste en una disminución temporaria del nivel de respuesta de los receptores frente a un estímulo.

Un tipo de aprendizaje familiar para todos nosotros es el aprendizaje asociativo en el que un estímulo llega a conectarse, por medio de la experiencia, con otro estímulo (por ejemplo, el caso de los perros que se excitan al ver su correa porque la asocian con el paseo).

Los primeros estudios científicos de aprendizaje asociativo fueron realizados por I. Pavlov. En su serie de experimentos sobre condicionamiento clásico, Pavlov mantuvo en cautiverio a un perro hambriento al que le ofrecía regularmente pequeñas porciones de alimento. Pavlov logró que el animal estableciera una asociación entre un estímulo externo -como el sonido de una campana- y el

alimento. Pavlov denominó al alimento estímulo no condicionado, ya que provocaba la salivación -una respuesta no condicionada- incluso en ausencia de cualquier otro estímulo. A la señal externa la llamó estímulo condicionado ya que evocaba una respuesta -la respuesta condicionada- sólo después de que el perro había sido condicionado a asociar la señal con la recompensa alimenticia.

El aprendizaje por ensayo y error, en el que se asocia una actividad particular con un castigo o premio, se conoce como condicionamiento operante.En este caso, el animal aprende a asociar su propio comportamiento con las consecuencias de ese comportamiento a través de la experiencia operativa. Este aprendizaje implica el establecimiento de memorias, cuya posible localización ha sido objeto de numerosas investigaciones. En ambientes naturales, el aprendizaje asociativo frecuentemente implica ensayo y error.

El fenómeno de impronta o troquelado (en inglés, imprinting) descripto por K. Lorenz implica aprendizaje asociativo en íntima relación con el desarrollo de la discriminación.

La discriminación de los miembros de la propia especie con respecto a los miembros de las otras especies puede estar basada en una variedad de señales y es de importancia vital para el éxito reproductivo final de muchos animales. En muchas especies de aves, este aprendizaje ocurre durante un período crítico específico en la vida temprana del individuo y depende de la exposición a características particulares del o los progenitores. Este tipo de aprendizaje es el que constituye el troquelado.

La imitación de los estímulos experimentados durante el período crítico es un factor en el aprendizaje del canto de los pájaros. Éste y otros tipos de aprendizaje imitativo fueron observados en aves y mamíferos.

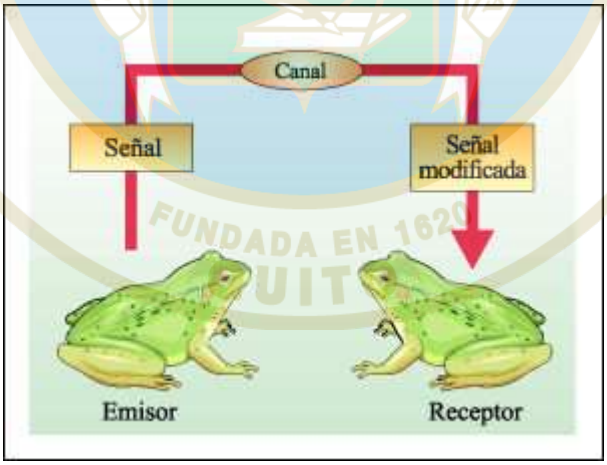
El uso de la información: comunicación

La comunicación entre dos organismos lleva implícita la transmisión de información que consiste en la interacción entre dos organismos. La información se transmite a través de un canal e involucra la transmisión de una señal.

Los animales se comunican por medio de los más diversos estímulos: químicos, lumínicos, sonoros, eléctricos, vibratorios, de presión o de temperatura. Cada canal presenta ventajas y desventajas que dependen de las condiciones del ambiente y de las capacidades sensoriales y motoras de cada organismo.

Ventajas y desventajas de los distintos tipos de comunicación

Tipo de comunicación	Ventajas	Desv
Visual	La direccionalidad de la luz permite una gran precisión en la localización del estímulo. La visión provee información acerca del tamaño de los objetos. Las especies que producen luz (luciérnagas) pueden variar la intensidad y características del estímulo. No sirve para distancias muy grandes.	La luz no puede atra obstáculos; la visión durante la noche. Las señales pueden fácilmente por preda fácilmente la atenció causa de la direccio
Auditiva	Se pueden hacer rápidos cambios temporales en las señales auditivas. Los sonidos pueden ser "apagados" a voluntad por el emisor. Provee información direccional. Si el receptor tiene la capacidad de comparar señales en dos puntos (por ejemplo, dos oídos). Sirve para grandes distancias. Puede aumentarse su intensidad sobre el nivel de ruido del ambiente. Llama la atención sobre el receptor.	No es capaz de prov compleja como la co
Química (olfación o gusto)	Los mensajes pueden ser perdurables. Las señales químicas pueden atravesar obstáculos y ser usadas en grandes distancias dependiendo de la sensibilidad del receptor. Los estímulos químicos pueden participar directamente en una reacción química, sin necesidad de que medie una **transducción** del estímulo.	La durabilidad de las puede ser una desve que sea explotada fá predadores.
Eléctrica	Es eficiente en ambientes oscuros donde no es posible la visión. Puede transmitir información variando la frecuencia de emisión. Permite discriminar entre buenos y malos conductores de la electricidad.	Las señales eléctrica grandes distancias.
Táctil	Es eficiente en el caso de animales en estrecho contacto o cuando existe un sustrato capaz de transmitir señales vibratorias. Permite la comunicación en condiciones de completa oscuridad.	Las distancia de trar vibraciones depende Los contactos direct proximidad entre indi



Representación esquemática de la comunicación entre dos organismos.

El emisor emite un mensaje que se transmite a través de un canal y es percibido, frecuentemente con modificaciones, por el receptor.

Comportamiento social: introducción

De todos los comportamientos, tal vez el más enigmático es el de las interacciones que ocurren entre animales que viven en sociedades estructuradas. Una sociedad

es un grupo de individuos de la misma especie § que viven juntos de manera organizada, con división de los recursos, del trabajo y en dependencia mutua. Los estímulos que intercambian y mediante los que se comunican los miembros del grupo los mantienen juntos y mantienen la estructura social.

Cuando los biólogos evolutivos comenzaron a analizar el comportamiento social, surgieron algunas cuestiones perturbadoras como la existencia de castas estériles, o de sociedades de vertebrados en las que sólo algunos machos procrean. Se definió entonces el altruismo, un comportamiento que beneficia a otros y es llevado a cabo con cierto riesgo o costo para quien lo practica. Pero, ¿cómo se podían explicar los actos de altruismo en términos de la selección natural que actúa sobre el organismo individual?

Con las subsiguientes observaciones y estudios, se encontró que, obviamente, no todos los comportamientos son altruistas. En 1964, W. D. Hamilton propuso una clasificación de comportamientos sociales.

	Efecto del comportamiento sobre	
Tipos de comportamiento	**El dador**	**El receptor**
Egoísta	Incrementa su aptitud	Disminuye su aptitud
Cooperativo	Incrementa su aptitud	Incrementa su aptitud
Altruista	Disminuye su aptitud	Incrementa su aptitud
Malicioso	Disminuye su aptitud	Disminuye su aptitud

Adaptado de W.D. Hamilton "La evolución del comportamiento social". Journal of Theoretical Biology, vol 7, p. 1-52.

Cada uno de estos comportamientos tiene un efecto potencial diferente sobre la aptitud directa (o fitness), o sea, sobre el éxito reproductivo tanto del individuo que lleva a cabo el comportamiento -o dador- como del receptor del comportamiento.

Algunos biólogos consideran que la evolución del comportamiento egoísta a través de la acción de la selección natural no plantea problemas para la teoría de la evolución y que es, en realidad, esperable. Aunque el mantenimiento de la cooperación por selección natural es relativamente fácil de comprender, el mecanismo por el cual podría haber evolucionado inicialmente es tan difícil de imaginar como el mecanismo que subyace a la evolución del altruismo.

Sociedades de insectos

Las sociedades de insectos se encuentran entre las más antiguas de todas las sociedades y, junto con las modernas sociedades humanas, están entre las más complejas. Los insectos sociales incluyen las termitas y los himenópteros (hormigas, avispas y abejas).

La mayoría de las especies vivientes de abejas y avispas son solitarias, y otras muestran grados variables de sociabilidad. Es posible construir un escenario de las distintas etapas de la evolución social mediante el análisis de las especies que intervienen.

En las especies solitarias, la hembra construye un pequeño nido, deposita sus huevos en él, lo provee de reservas alimenticias, y lo abandona para siempre.

Habitualmente muere poco después, de manera que no hay superposición de generaciones.

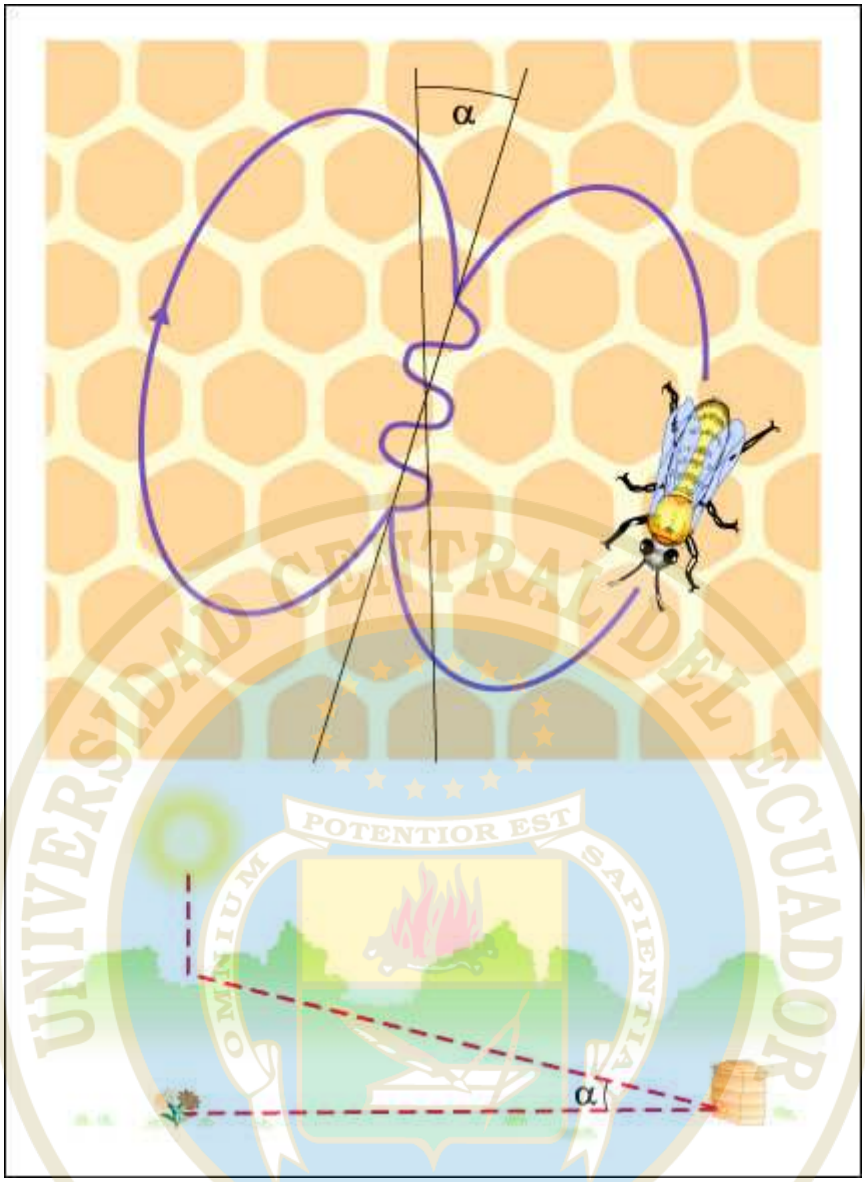
Entre las especies presociales o subsociales, la madre regresa para alimentar a las larvas durante cierto tiempo y la prole producida puede, posteriormente, depositar sus huevos en el mismo nido o panal. En estos casos, la colonia no es permanente, no hay división del trabajo y todas las hembras son fértiles.

Los insectos eusociales se caracterizan por la cooperación en el cuidado de la prole y una división del trabajo en la que los individuos estériles trabajan en beneficio de los que se reproducen. Todas las hormigas y las termitas y algunas especies de avispas y abejas -por ejemplo, las abejas melíferas- son eusociales.

En la colonia de abejas melíferas (y entre otros insectos eusociales también), la reina es la única forma femenina reproductora. Ella y su progenie son atendidas por obreras estériles.

Una abeja que retorna de una fuente de alimento se comunica con las abejas que se encuentran dentro de la colmena. Puede realizar dos tipos de danza dentro de la colmena, en completa oscuridad: la danza circular y la danza "en ocho".

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO



A medida que el Sol se mueve, el ángulo de la danza rota hacia el oeste.

Las danzas estereotipadas se producen sobre panales ubicados en posición vertical. Se ha demostrado que el ángulo que forma el eje de la danza con la vertical se correlaciona con el ángulo formado entre la dirección del Sol y la de la fuente de alimento.

En la danza del contoneo -o danza en ocho-, la obrera recolectora que regresa de una fuente de alimento realiza una caminata recta sobre el panal, mientras mueve su abdomen hacia los lados. Luego de este recorrido, camina en círculo y luego retoma la caminata recta y repite el comportamiento anterior. Al mismo tiempo, produce un sonido característico, aunque no transmite vibraciones. Este comportamiento se repite varias veces y la trayectoria de la abeja toma la forma de un ocho. Se demostró que la duración del sonido en la parte recta de la danza -como así también la longitud de la trayectoria recorrida y su duración- están correlacionadas positivamente con la distancia de la fuente que, dependiendo de qué especie se trate, es en general mayor de 90 metros

La danza circular es ejecutada cuando la recolectora retorna de fuentes de alimento cercanas a la colmena. En este caso, la danzarina realiza intensos movimientos en círculo a favor y en contra de las agujas del reloj y emite sonidos sin generar vibraciones a nivel del sustrato. La danza circular se podría interpretar como una danza en ocho sin contoneo, que indicaría que la fuente de alimento está muy cerca

Sociedades de vertebrados

Con raras excepciones, las sociedades de vertebrados no tienen el rígido sistema de castas característico de los insectos eusociales. Los estudios han revelado que muchas sociedades de vertebrados están, no obstante, altamente estructuradas, con los papeles sociales y el acceso a los recursos determinados por interacciones específicas que varían de especie a especie y de acuerdo con la edad y el sexo de los individuos.

En muchas especies de aves y mamíferos, las jerarquías de dominancia, mantenidas por patrones de comportamiento específicos de cada especie, determinan la prioridad del acceso a los recursos e influyen fuertemente en el éxito reproductivo relativo.

Las jerarquías de dominancia pueden tomar la forma de órdenes de picoteo, donde los animales de elevado rango tienen prioridad para acceder al alimento, a otros recursos y reproducirse más. La territorialidad es un sistema de dominancia social, por el cual sólo los animales con territorio se reproducen y los animales con mejores territorio se reproducen más. Los territorios pueden ser "reales" -es decir, pueden ser áreas reales que contengan alimento y material con que construir los nidos para mantener a una pareja y a sus crías- o pueden ser simbólicos, como una arena o una glorieta.

Habitualmente, sólo el macho dominante y la hembra dominante se aparean, y el resto de la manada coopera para cuidar a las crías. El cuidado de las crías incluye la vigilancia de la guarida y la provisión de alimento, que es tragado al matar una presa y luego regurgitado para las crías.

Muchos vertebrados permanecen cerca de sus lugares de nacimiento, ocupando un área natal que probablemente sea igual a la que ocuparon sus padres. Frecuentemente, estas áreas natales son defendidas por individuos o por grupos, contra otros individuos o grupos de la misma especie o de especies estrechamente emparentadas, que utilizan los mismos recursos. Las áreas defendidas de esta manera se conocen como territorios, y el comportamiento de defensa de un área contra rivales se conoce como territorialidad.

A raíz de la territorialidad, aumenta la probabilidad de que una pareja que se aparea obtenga alimento y material para la construcción del nido en el área y un lugar seguro para desarrollar las actividades asociadas con la reproducción y el cuidado de las crías. Los territorios están claramente definidos, reconocidos y defendidos por el propietario del territorio.

Selección por parentesco

En 1962, V. C. Wynne-Edwards propuso que los individuos que no podían reproducirse lo hacían en beneficio de la sociedad a la cual pertenecían.Este comportamiento era perpetuado por la mayor supervivencia de los grupos cuyos miembros se comportaban con esta continencia altruista.

Esta explicación, llamada selección grupal, proponía que los animales estaban genéticamente programados para frenar su reproducción, para el bien de la sociedad en conjunto. Este concepto fue rechazado porque no había una manera de demostrar que la selección grupal pudiese ser mantenida contra la selección natural individual para incrementar la reproducción. Sin embargo, esta propuesta sirvió para galvanizar toda una serie de estudios extremadamente provechosos, que han revolucionado la forma en que los biólogos modernos encaran el comportamiento social.

El rechazo de la selección del grupo llevó a otra propuesta, elaborada por W. D. Hamilton y basada fundamentalmente en estudios de los insectos sociales.

En genética de poblaciones, la medida de la aptitud no es el número de progenie que sobrevive, sino el incremento o disminución de alelos particulares en el reservorio génico.

Una madre correría riesgos y haría sacrificios por su prole de manera que ésta incremente la representación de sus alelos en el reservorio génico. En la medida en que el correr estos riesgos o el hacer estos sacrificios incremente su contribución al reservorio génico, los alelos que dictan este programa de correr riesgos se incrementarán en la generación siguiente, y así sucesivamente. Pero, los hermanos que tienen el mismo padre comparten unos con otros, en promedio, la mitad de sus alelos. Por lo tanto, cualquier alelo que influyera favorablemente en el comportamiento altruista entre los hermanos podría incrementar de manera similar su representación en el reservorio génico.

La hipótesis de Hamilton basada en este principio se llama selección por parentesco, que se define como la reproducción diferencial de grupos diferentes de individuos emparentados de una especie que se reproducen con tasas diferentes. El factor crítico en la selección por parentesco es el efecto del individuo sobre el éxito reproductor de sus parientes. Las pruebas de la hipótesis están basadas en los grados de vinculación entre los individuos. Es posible calcular, con relativa facilidad, el grado de parentesco entre dos individuos. Por ejemplo, los hermanos, al igual que la mayoría de los otros hermanos que tienen el mismo padre, poseen en promedio el mismo grado de parentesco unos con otros que con sus padres y con su propia progenie.

Hamilton usó su hipótesis para explicar la evolución de castas estériles entre las abejas. Aunque esta explicación acerca de la selección por parentesco entre las abejas sufrió ciertas críticas, sirvió para establecer una nueva perspectiva evolutiva, la de la aptitud inclusiva. El criterio de aptitud darwiniana se refiere al número relativo de descendientes del individuo que sobreviven para reproducirse. El criterio de aptitud inclusiva se refiere al número relativo de alelos de un individuo que pasan de una generación a otra, ya sea como resultado de su propio éxito reproductivo o del de los individuos emparentados. La hipótesis de Hamilton es valiosa porque es verificable, es decir, permite hacer predicciones, probarlas en un experimento y según los resultados, aceptaras o rechazarlas.

El gen egoísta

Algunos biólogos ven a un organismo simplemente como el medio que un gen utiliza para producir más genes. El argumento es simple: el organismo individual es transitorio. El genotipo se fragmenta cada generación. Todo lo que puede sobrevivir de una generación a otra es el gen. La manera de cómo sobrevive es en forma de réplicas. Cuanto más réplicas, mayor será la probabilidad de que sobreviva. El organismo es la máquina de supervivencia del gen y, por lo tanto, programa a la

máquina de tal modo que produzca copias de los genes a la velocidad máxima, independientemente del costo personal para el organismo.

Actualmente hay acuerdo general en que el concepto de gen egoísta es una simplificación exagerada, como opina incluso su padrino, Richard Dawkins. Los científicos opositores a este concepto se basan en que, en la actualidad, se sabe que los genes no actúan solos sino que están en permanente interacción y que, además, presentan jerarquías de dominancia. Los organismos no están determinados por sus genes, aunque sí están influidos por ellos. Para comenzar a discutir estas ideas es necesario entender los factores involucrados en el desarrollo de un organismo: el desarrollo no depende sólo de los materiales que fueron heredados de los padres -como genes y materiales contenidos en los gametos- sino de factores ambientales como temperatura, humedad, nutrición, olores, sonidos y -en humanos- lo que se denomina educación.

Las variaciones entre individuos de una misma especie son una consecuencia de la constante interacción entre los genes y el ambiente en el que el organismo se desarrolla. Pero además, Lewontin menciona un factor adicional: la variación al azar que se produce durante el desarrollo y que provoca, por ejemplo, que organismos genéticamente idénticos, criados en las mismas condiciones, presenten diferencias fenotípicas marcadas.

Al dirigir su atención a la supervivencia de los genes antes que a la de los individuos, los biólogos que apoyaban esta postura comprendieron que existían oportunidades para conflictos serios de interés, no sólo entre individuos que se encuentran en competencia directa por un recurso limitado sino también entre los miembros del núcleo familiar. Entre los conflictos de interés librados con mayor ardor, están los que ocurren entre los miembros de una pareja reproductora.



Conflicto entre dos peces de franjas azules en el límite de sus territorios. Cada uno aferra al otro por los labios y el más débil es el primero que se aleja. Aunque vencido, el perdedor vuelve indemne a su propio territorio.

Los gametos femeninos son relativamente costosos, en términos metabólicos, y si la hembra también debe llevar al embrión en su cuerpo y cuidar de las crías después del nacimiento, su inversión en cada esfuerzo reproductivo puede ser realmente muy grande, considerando su potencial reproductor total. Los gametos

masculinos, en contraste, habitualmente son "baratos": una sola inseminación aporta gran cantidad de espermatozoides con relativamente bajo costo. En la mayoría de las especies animales, toda la contribución del macho a la generación siguiente consiste en sus genes. En estas situaciones, interesa a los genes "egoístas" de la hembra encontrarse en la "mejor compañía posible", promoviendo de este modo su supervivencia en la generación siguiente. De aquí, puede surgir una intensa competencia entre los machos en la que demostrarán a las hembras que son los mejor dotados.

Altruismo recíproco

Los actos aparentemente altruistas pueden tener sentido porque incrementan la probabilidad de supervivencia de genes compartidos por el que realiza el acto y el beneficiario. Existe otro modelo para un comportamiento aparentemente de autosacrificio, que se llamó altruismo recíproco. De acuerdo con este modelo, un acto altruista es llevado a cabo con la expectativa de que se retribuya el favor.

Para que el altruismo recíproco sea una estrategia exitosa, resistente al fraude, es necesario que los individuos sean capaces de reconocerse mutuamente y que un individuo coopere con otro individuo o lo engañe, sobre la base de lo que hizo este último la ocasión anterior en que ambos se encontraron.

La biología de la conducta humana

Es tentador -en verdad, casi irresistible- trazar paralelismos entre el comportamiente de los humanos y el observado en otras especies. Hasta qué punto estos conceptos concernientes a la evolución del comportamiento pueden extrapolarse a la especie humana, es una cuestión que se debate actualmente.

Un grupo de biólogos sostiene que la especie humana básicamente no es diferente de cualquier otra especie y que si buscamos modificar la conducta humana para el bienestar común, debiéramos comprender sus raíces.

Un grupo de opositores sostiene que mientras los tempranos antecesores humanos pueden haber sido gobernados por sus genes en el pasado, los humanos modernos son también producto de su cultura y de su experiencia individual y, por consiguiente, aquellos análisis ya no son válidos. Además, presentan otros argumentos, como los que se basan en los factores que afectan el desarrollo de un individuo, ya mencionados en oposición al concepto del gen egoísta.

Muchos científicos consideran que hay que ser cauteloso cuando se considera que la biología determina la conducta humana ya que estas ideas yacen en las raíces de todas las nociones de superioridad racial. Así, han proporcionado la fundamentación para la esclavitud, la explotación y el genocidio.

Más comúnmente, la noción de que nuestra conducta está determinada, hasta cierto grado, genéticamente, nos permite perdonarnos a nosotros mismos por la violencia, la agresividad, la docilidad y la codicia, e inclusive, justificarlas.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO

Sección 5. La diversidad de la vida

Por siglos, los naturalistas han intentado describir y explicar la diversidad del mundo natural. A esta tarea se la ha denominado sistemática . Como cualquier disciplina científica, la sistemática genera hipótesis que los biólogos ponen a prueba diariamente a través de su trabajo de campo y de laboratorio. Veremos los principales conceptos de la teoría sistemática, y el modo en el que se construyen las hipótesis de relaciones de parentesco -es decir, la filogenia- en el capítulo 26. La sistemática permite clasificar la enorme diversidad de organismos que han surgido en el transcurso de la evolución de la vida en nuestro planeta.

En los siguientes capítulos, nos ocupamos de un amplio y diverso grupo de organismos que incluyen a las bacterias, los protozoos (eucariotas unicelulares) y los hongos. A pesar de pertenecer a categorías taxonómicas muy diferentes, estos organismos son reagrupados convencionalmente para su estudio bajo lo que se denomina microbiología. Desarrollaremos una introducción a la microbiología como disciplina para luego concentrar nuestra atención en las bacterias y los virus. Estos temas serán tratados en el capítulo 27.

Las plantas, los animales y los hongos son tres reinos distintos que se diferencian entre sí claramente por el tipo de nutrición -fotosintética, heterotrófica y de absorción respectivamente-, y por el tipo de desarrollo de los organismos que involucran. Las plantas se desarrollan a partir de embriones multicelulares diploides protegidos por un tejido fotosintético estéril; los animales lo hacen a partir de un cigoto, formado por la fecundación § de un gameto femenino y uno masculino; los hongos, aunque son capaces de producir estructuras sexuales, carecen de flagelos en todos los estadios de su desarrollo y producen hifas a partir de esporas haploides. Todos aquellos organismos eucariotas que no son ni plantas, ni animales, ni hongos se definen normalmente como protistas, grupo que veremos en el capítulo 28.

Una adquisición evolutiva que resultó beneficiosa fue la multicelularidad; es decir, la repetición de unidades individuales -las células- cada una con una relación superficie a volumen eficiente, y cada una con su propio núcleo . A lo largo de la historia evolutiva, ciertos organismos se beneficiaron con el achatamiento o extensión de las células y la presencia de múltiples núcleos en un citoplasma común, características que pueden verse en los hongos.

El grupo de los hongos, que presentaremos en el capítulo 29, al igual que las bacterias, están literalmente presentes en todos los ambientes y sustratos.

Los vegetales superiores son organismos fotosintéticos multicelulares adaptados, en principio, a la vida terrestre. Sus características se comprenden mejor cuando se analiza la transición desde el agua a la tierra, hecho que ocurrió hace unos 500 millones de años.

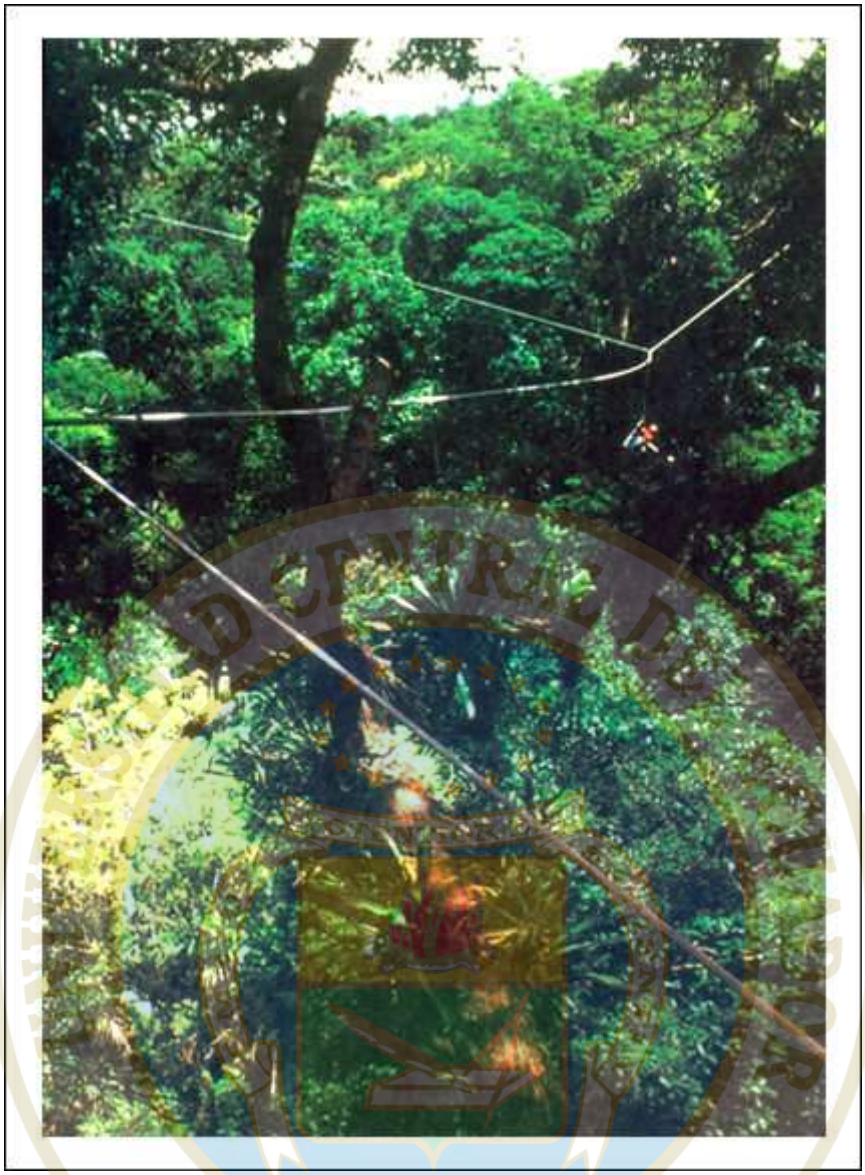
Los animales son organismos heterótrofos multicelulares y su modo principal de nutrición es la ingestión. Directa o indirectamente, dependen de los autótrofos fotosintéticos para nutrirse. Típicamente, digieren su alimento en una cavidad interna y almacenan sus reservas energéticas en forma de glucógeno o grasa. Sus células, a diferencia de la mayoría de los eucariotas restantes, no tienen paredes celulares . Por lo general, los animales se mueven por medio de células contráctiles. Los animales más complejos poseen muchos tipos de tejidos especializados, entre los que se destacan un sistema sensorial y mecanismos neuronales de coordinación motora que no se encuentran en ningún otro reino.

Los llamados invertebrados inferiores están caracterizados por planes corporales relativamente simples. Estos animales pueden ser acelomados o seudocelomados. Nos dedicaremos a este grupo de animales en el capítulo 31.

Los animales celomados presentan dos tipos de desarrollo embrionario temprano. En los protostomos, las primeras divisiones celulares presentan un patrón de segmentación en espiral; el blastoporo, de posición anterior, puede originar la boca, y el celoma resulta de la escisión del mesodermo (formación esquizocélica). Por el contrario, en los deuteróstomos , el patrón de segmentación es radial; el blastoporo, de posición posterior, puede originar el ano pero no la boca y el celoma se forma por evaginaciones del intestino embrionario (formación enterocélica).

Los animales celomados protostomos incluyen los moluscos, anélidos, una variedad de grupos más pequeños y los artrópodos. En el capítulo 32, nos centraremos en los primeros grupos. En el capítulo 33 profundizaremos en los artrópodos. El phylum Arthropoda, animales con "apéndices articulados", es el más extenso entre todos los phyla animales. Hasta la fecha, se han registrado más de 1 millón de especies de insectos y otros artrópodos, y los cálculos del número total llegan hasta 50 millones.

Las características del desarrollo embrionario de los deuteróstomos son compartidas por animales muy diferentes y por ello hay un gran desacuerdo entre las interpretaciones sobre sus orígenes a partir de ancestros protostomos o, inclusive, no celomados. Entre los celomados deuteróstomos se incluyen a los Echinodermata, Chaetognatha, Enteropneusta, Pterobranchia y Chordata. Este último es el subgrupo más grande y reúne a todos los vertebrados vivientes: peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos, entre estos últimos el Homo sapiens.



Suspendido en la bóveda de una selva lluviosa tropical, un biólogo encuentra una gran variedad de nuevas especies de plantas y animales.

De acuerdo con estimaciones recientes, puede haber hasta 20 millones de especies de insectos en las selvas lluviosas tropicales, la mayoría de ellos aún desconocidos y sin clasificar. En la actualidad, las selvas lluviosas tropicales están siendo destruidas tan rápidamente que, dentro de 25 años, la mayor parte de los habitantes de este rico ambiente se habrán perdido para siempre.

Capítulo 26. **La clasificación de los organismos**

La mayoría de las personas tienen un conocimiento limitado del mundo natural y se relacionan principalmente con los organismos que influencian sus propias vidas. Los biólogos se enfrentan con la enorme tarea de clasificar, determinar e intercambiar información acerca de la vasta diversidad de organismos con la que los seres humanos, recién llegados en un sentido evolutivo, compartimos el planeta. Para esto, los biólogos deben disponer de un sistema de clasificación que les permita nombrar y agrupar a las especies descriptas de una manera lógica, objetiva, económica y no redundante. La construcción de un sistema como éste no es trivial si consideramos que, como mínimo, existe un número de especies sin clasificar similar al número de especies ya descriptas -alrededor de 1 millón y medio-. Por siglos, los naturalistas han intentado describir y explicar la diversidad del mundo natural. A esta tarea se la ha denominado sistemática .

Designadas con un nombre genérico y un adjetivo modificador, las especies son las unidades básicas de clasificación biológica. Aunque en latín especie simplemente significa "tipo" y, por lo tanto, en el sentido más simple, las especies son tipos diferentes de organismos, se utiliza el término especie en sentidos distintos.

El área el conocimiento encargada de establecer las reglas de una clasificación es la taxonomía. De este modo, la sistemática biológica utiliza la taxononomía para establecer una clasificación.

La clasificación debe representar en buena medida la filogenia de todos los seres vivos que han surgido en este planeta. La sistemática evolutiva intenta no sólo hacer buenas clasificaciones sino hacerlas de manera objetiva y sin arbitrariedades. La filogenia de un grupo de especies cualesquiera puede representarse en forma de árbol ramificado. Este tipo de diagrama representa una hipótesis de las relaciones de ancestralidad y descendencia de las especies que contiene.

La teoría sistemática se ha nutrido del aporte y discusión de taxónomos de diferentes escuelas: la de los feneticistas, los cladistas y los evolucionistas. En este sentido, las clasificaciones en clados , sólo interesadas en representar las relaciones de ancestralidad y descendencia, son a las que adhieren la mayor parte de los biólogos en la actualidad.

La sistemática molecular ha ido en busca de grandes cantidades de similitudes homólogas con el desarrollo de numerosas técnicas: la secuenciación de proteínas , de ácidos nucleicos y otras técnicas moleculares. El descubrimiento de moléculas y regiones de DNA que registran el cambio evolutivo a distintas tasas ha permitido transformar la sistemática clásica en una sistemática universal.

Con el desarrollo del microscopio se descubrieron una gran cantidad de microorganismos y su clasificación se hacía cada vez más necesaria. Hasta hace poco tiempo, el reino se consideraba la categoría sistemática más inclusiva. Sin embargo, la secuenciación de moléculas universales -presentes en todos los organismos- llevaron a algunos científicos a la construcción de un árbol filogenético único en el cual se diferencian tres linajes evolutivos principales. Se propuso entonces la categoría de dominio para cada uno de estos linajes, o grupos monofiléticos , y los denominó Bacteria, Archaea y Eucarya.

La clasificación en reinos y dominios se encuentra en movimiento cambiante permanente. La discusión acerca de la validez de las clasificaciones nos hace reflexionar acerca de la facilidad con la que solemos argumentar a favor de

hipótesis cargadas con valoraciones humanas, como el incremento de complejidad y el progreso evolutivo. Las clasificaciones cladísticas, aunque puedan narrar historias evolutivas incompletas en términos biológicos, son hipótesis objetivas y comprobables en cualquier rango de la jerarquía biológica.

La necesidad de una clasificación

Hay aproximadamente un millón y medio de especies descriptas y se cree que este número representa sólo el 5% de las especies con las que actualmente compartimos el planeta. Durante siglos, los naturalistas se han interesado en ordenar esta diversidad y, al hacerlo, surgió un patrón jerárquico como norma de la clasificación biológica.

Las especies se agrupan en géneros, los géneros en familias, las familias en clases, las clases en órdenes, los órdenes en phyla, los phyla en reinos y éstos en dominios. La posibilidad de utilizar esta clasificación inclusiva de grupos dentro de grupos es otra evidencia más a favor del proceso de evolución de las especies.

¿Qué es una especie?

Una definición rigurosa de especie (aunque no es la única) fue propuesta por Ernst Mayr, biólogo evolutivo de la Universidad de Harvard, en 1940. Bajo el título de especie biológica, Mayr describió a una especie como "un grupo de poblaciones naturales cuyos individuos se cruzan entre sí de manera real o potencial y que están reproductivamente aislados de otros grupos".

La expresión "real o potencial" tiene en cuenta el hecho de que, aunque es improbable que individuos de poblaciones geográficamente aisladas se crucen naturalmente, el traslado de un grupo de organismos a alguna isla remota no los convierte automáticamente en miembros de una especie distinta ya que éstos potencialmente pueden cruzarse. La especiación requiere el establecimiento de una o varias barreras que aseguren el aislamiento reproductivo. Los términos "grupos" y "poblaciones" también son importantes en esta definición. La posibilidad de que algunos individuos de especies diferentes tengan una progenie ocasional no es relevante como proceso natural si no conviven en el mismo habitat natural.

Si no existiesen barreras de aislamiento reproductivo entre especies distintas, los organismos de una especie podrían intercambiar genes con los miembros de otra especie y, en consecuencia, no retendrían las características morfológicas, comportamentales y genéticas que los identifican como tipos diferentes de organismos.

El término "especie" tiene tres usos distintos. Hablamos de especie cuando nos referimos a la categoría o rango taxonómico de especie. También hablamos de especie cuando nos referimos a un taxón, es decir, a una clase lógica formada por individuos que agrupamos en virtud de ciertos atributos comunes que un taxónomo ha definido con anterioridad.

Finalmente, el término especie también hace referencia a las unidades evolutivas que habitan el mundo natural y a las que E. Mayr ha definido por medio del concepto biológico. La especie como taxón y la especie biológica - o bioespecie- no deberían representar entidades distintas. Las primeras representan hipótesis que, por medio de definiciones cada vez más ajustadas, intentan acercarse a las segundas. De este modo, una especie es una categoría, una hipótesis perfectible y también un concepto biológico. Mientras que la categoría y el taxón especie se

encuentran definidos en el campo del conocimiento humano, o ámbito gnoseológico, la especie biológica se define en el mundo real, o ámbito óntico, y nos advierte que hay algo allí afuera, una entidad natural, que merece ser llamada especie.

De acuerdo con el sistema binomial de nomenclatura, ideado por el naturalista sueco Linné (Linneo) en el siglo XVIII, el nombre científico de un organismo está formado por dos partes: el nombre genérico y un epíteto específico (un adjetivo o modificador). Por convención, los nombres del género y de la especie se escriben en letra cursiva. El nombre del género siempre antecede al epíteto -Drosophila melanogaster- y solamente puede utilizarse sin él en los casos en los que nos referimos al conjunto total de especies que constituyen ese género, como cuando mencionamos a Drosophila, Paramecium o Viola.

Clasificación y jerarquía

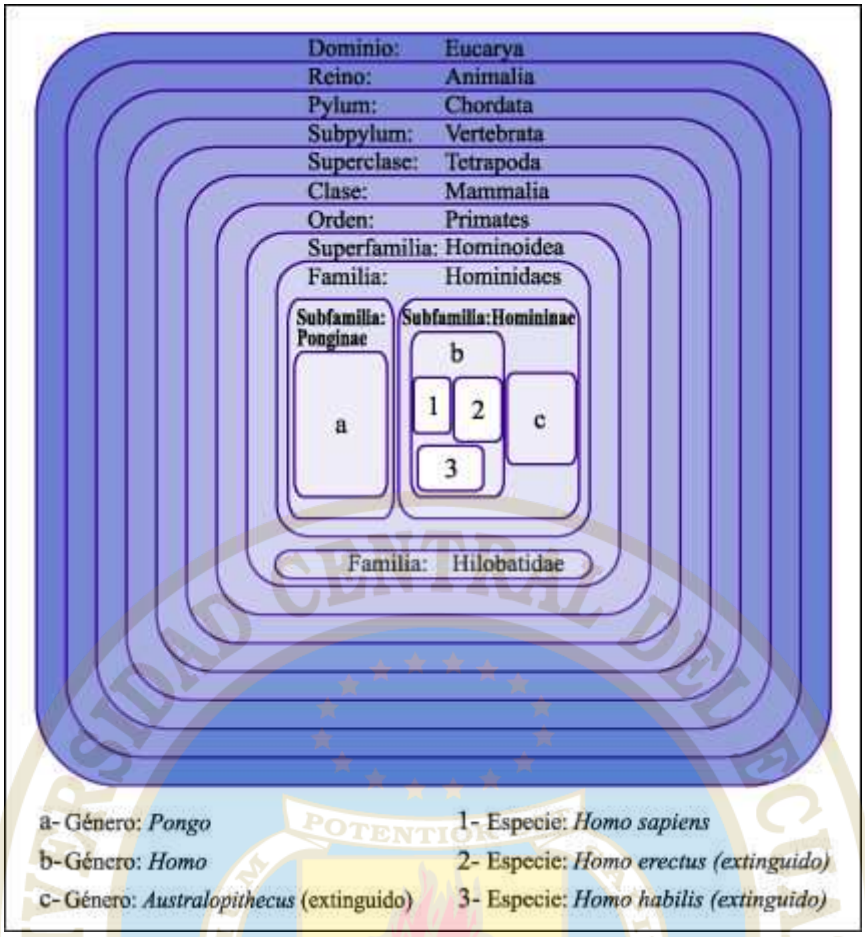
La taxonomía permite organizar la diversidad de cualquier conjunto de objetos, ya sean libros de una biblioteca, víveres de una estantería o las especies de un ecosistema. Cuando se aplican ciertas reglas de clasificación a los seres vivos, se genera un sistema jerárquico, es decir, un sistema de grupos dentro de grupos. La clasificación jerárquica no es una consecuencia natural de la aplicación de reglas taxonómicas a cualquier sistema de objetos. La naturaleza jerárquica de la clasificación biológica surge como una consecuencia del proceso de evolución de las especies.

En la época de Linneo, existían tres categorías básicas: la especie, el género, y el reino. Los naturalistas reconocían 2 reinos biológicos: vegetal y animal. Posteriormentre, el mismo Linneo y otros taxónomos fueron añadiendo categorías intermedias entre género y reino. Los géneros fueron agrupados en familias, las familias en órdenes, los órdenes en clases y las clases en phyla o divisiones. Estas categorías pueden a su vez subdividirse o agruparse en otras menos frecuentes como tribus, superfamilias o subphyla. Muchos biólogos reconocen hoy una categoría por encima del reino, el dominio. Para determinar que un individuo pertenece a una especie, se requiere una gran cantidad de información. Una clasificación jerárquica es una manera económica de manejar la información biológica.

En el sistema jerárquico de clasificación biológica, cada grupo o taxón tiene asociado una categoría y un conjunto de atributos que determina la pertenencia de ciertos organismos a ese grupo.

Las categorías y los taxa de cualquier rango, no solamente el de especie, son sólo construcciones mentales, sin embargo, esto no habilita a los taxónomos a formular cualquier tipo de clasificación.

Los taxónomos han discutido durante mucho tiempo las virtudes y falencias de distintos métodos de clasificación. Finalmente, una idea se ha generalizado: si se pretende llegar a una clasificación objetiva, ésta debería ser única y, si es única, nada mejor que represente la historia evolutiva de los organismos que viven y han vivido en este planeta; una historia que, sin duda, será irrepetible.



La naturaleza jerárquica de la clasificación biológica consiste en la formación de grupos dentro de grupos.

Los grupos, también llamados inclusivos, pueden representarse en un diagrama de Venn. Este diagrama muestra la clasificación reciente del género Homo. Note que el taxón de rango familiar Hominidae, que hasta hace poco incluía solamente al género Homo, actualmente se propone como un grupo monofilético que contiene a las especies de los géneros Pongo (orangutanes), Gorilla (gorilas), Pan (chimpances) y Homo (humanos). La subfamilia Homininae contiene, a la vez, a estos tres últimos taxa.

Sistemática y evolución

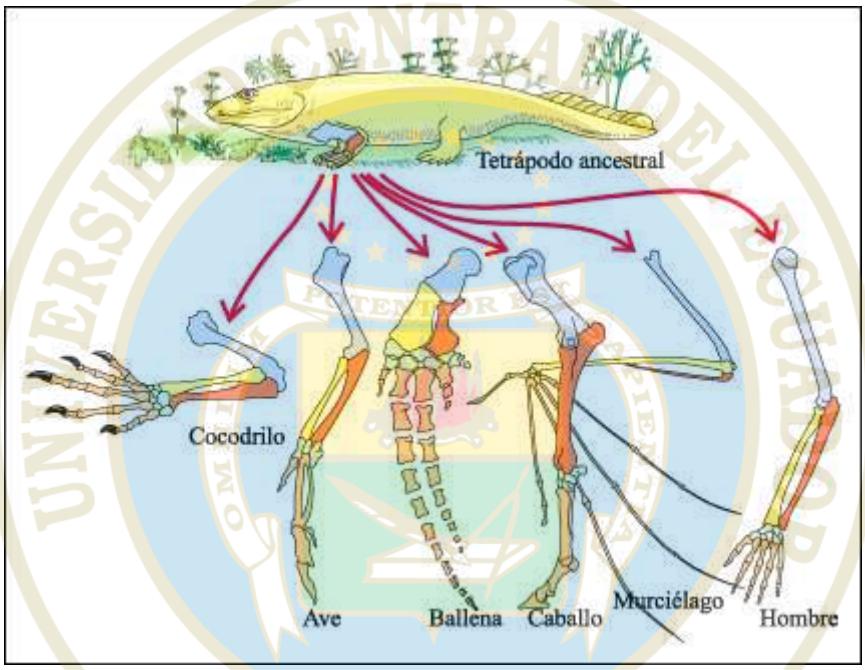
Las similitudes entre organismos pueden constituir analogías u homologías, respectivamente, y su distinción es la clave para la formación de grupos inclusivos.

Un ejemplo clásico de homología lo constituye el miembro anterior de los tetrápodos. El ala de un ave, la aleta de una ballena, la pata de un caballo y el brazo de un hombre, a pesar de tener funciones distintas como volar, nadar, correr, o agarrar, comparten un mismo patrón estructural: todas estos miembros están formados por los mismos tipos de huesos (un húmero, un radio, un cúbito, una serie de metacarpales y, en términos generales, cinco dígitos).

Las estructuras que tienen un origen común, pero no necesariamente conservan la misma función, se denominan homólogas y constituyen una evidencia a favor de la hipótesis de que estas seis especies derivan de un mismo ancestro común.

Los distintos huesos de las extremidades anteriores de los animales de la figura se muestran en color para indicar las similitudes fundamentales de estructura y organización.

Esta similitud apoya la hipótesis que propone que todos los tetrápodos compartimos un antecesor común. Contrariamente, la forma fusiforme de un pez y la de un delfín son similitudes análogas ya que, muy probablemente, la selección natural operando independientemente en dos linajes distintos haya beneficiado a los individuos que minimizaron la fricción y agilizaron su locomoción en el agua. Mientras que la homología nos permite distinguir relaciones de ancestralidad y descendencia, las analogías son un problema al momento de reconocer similitudes compartidas por una historia evolutiva en común. Si se pudiese agrupar a toda la diversidad de organismos vivientes y extinguidos por medio de similitudes homólogas, la clasificación representaría en buena medida la filogenia de todos los seres vivos que han surgido en este planeta.



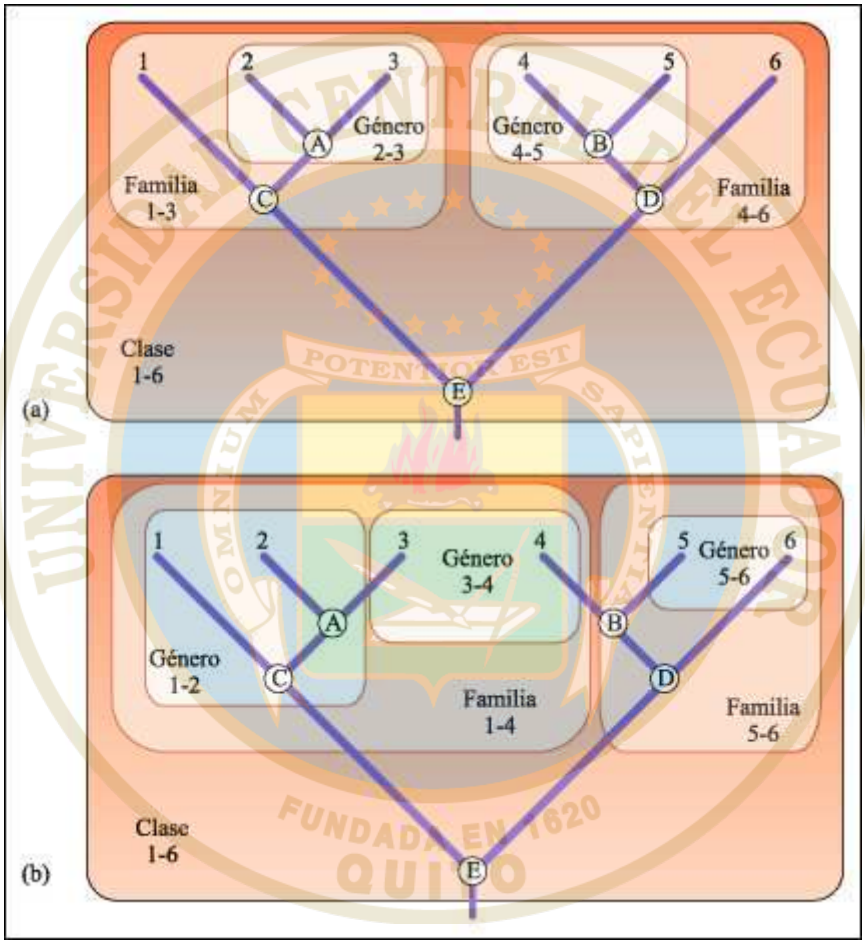
Huesos de extremidades anteriores que muetran las similitudes fundamentales de estructura y organización en diferentes animales.

La filogenia de un grupo de especies cualesquiera puede representarse en forma de árbol ramificado. Este tipo de diagrama representa una hipótesis de las relaciones de ancestralidad y descendencia de las especies que contiene. Si se quiere clasificar a una nueva especie, el taxónomo debe previamente construir un árbol filogenético, proponer una ubicación coherente para la nueva especie y, posteriormente, derivar una clasificación lógica. Para que la clasificación refleje con precisión las relaciones de ancestralidad y descendencia, los taxa deben cumplir una única condición, ser estrictamente monofiléticos. Esto significa que todos los miembros de un taxón, cualquiera sea su categoría, deben ser descendientes de una única especie, la especie ancestral más próxima a todas las que contiene ese taxón.

Así, un taxón genérico debe contener exclusivamente a las especies que han descendido del ancestro común más cercano a todas las especies que contiene ese género. Una familia debe contener sólo a los géneros que han derivado de la especie ancestral más cercana de todas las especies que contiene esa famillia. Los taxa generados de este modo no son sólo construcciones mentales, sino que

representan unidades históricas, ya que son poseedores de un pasado único, exclusivo e irrepetible. A estos agrupamientos se los denomina clados.

Cuando una clasificación se hace de modo tal que no respeta la formación de grupos monofiléticos -por considerar que otros criteros de clasificación son más adecuados para sus propósitos sistemáticos- los agrupamientos taxonómicos que surgen de esa clasificación no corresponden a grupos históricos. En este caso, los taxa pueden ser parafiléticos o polifiléticos. Las características que surgen como adaptaciones convergentes a un mismo modo de vida generan problemas en el momento de formar grupos monofiléticos. La formación de taxa por convergencias evolutivas suele formar grupos polifiléticos. Por otra parte, la divergencia evolutiva extrema de un grupo de especies suele llevar a la formación de grupos parafiléticos.



Distintos agrupamientos taxonómicos.

a) La formación de grupos monofiléticos se realiza luego de la reconstrucción de las relaciones de ancestralidad y descendencia de un grupo de especies. Los nodos (A-E) no representan a especies vivas o extinguidas, sino al conjunto de caracteres que comparten las especies que descienden de ese nodo. El nodo A contiene las características que comparten las especies 2 y 3, por ello, puede reconocerse un grupo monofilético denominado género 2-3. El nodo C contiene los caracteres compartidos por dos géneros distintos, el género monoespecífico 1 y su grupo hermano, el género 2-3. Por ello, el taxón monofilético que contiene a todos los descendientes del nodo C merece un rango más inclusivo, el de familia 1-3. Con la misma lógica, el nodo E contiene la serie de caracteres que permiten reconocer a

las seis especies como pertenecientes a un mismo grupo histórico, la clase 1-6. b) Cuando los taxa se forman en ausencia de esta lógica, pueden ser parafiléticos, como en el caso de los géneros 1-2, 5-6 y la familia 5-6; o polifiléticos, como en el caso del género 3-4 y la familia 1-4. Observe que los grupos parafiléticos contienen al ancestro de todas sus especies descendientes pero excluyen al menos a uno de sus descendientes. Los polifiléticos, sin embargo, no contienen al ancestro común de ninguna de sus especies.

Escuelas sistemáticas

Existen diferentes escuelas que han realizado aportes a la teoría sistemática: la escuela feneticista, la cladista y la evolucionista.

La escuela feneticista argumenta que una clasificación es tanto más informativa cuanto mejor refleja la similitud global de un grupo de especies. Los feneticistas no llaman a sus árboles filogenias, sino fenogramas, ya que reconocen que el parecido fenotípico de un grupo de especies puede no representar una ancestralidad común. Los feneticistas incluyen en sus clasificaciones a grupos monofiléticos, parafiléticos y polifiléticos. A diferencia del cladismo y el evolucionismo, la taxonomía numérica desarrollada por los feneticistas sirve para agrupar, por parecido global, cualquier sistema de objetos, ya sean biológicos o no biológicos. Las técnicas fenéticas han servido a los genetistas, antropólogos y lingüistas para construir una historia hipotética acerca de la diferenciación de las poblaciones humanas .

El cladismo, o sistemática filogenética, sostiene que las clasificaciones biológicas deben representar un único proceso, la formación de linajes independientes a partir de un ancestro común. Para los cladistas, los taxa deben consistir sólo de grupos monofiléticos. Los taxa parafiléticos y los polifiléticos no representan unidades históricas, por lo que no pueden considerarse taxa válidos. Los cladistas construyen las clasificaciones a partir de la deducción previa de un cladograma. Este tipo de clasificación es un reflejo exacto del orden de ramificación o formación de especies nuevas en el curso de la evolución. A diferencia de los feneticistas, los cladistas no consideran relevante para una clasificación biológica el cambio acumulado en un mismo linaje o rama del árbol filogenético.

Los cladistas se basan en el reconocimiento de sinapomorfías. Si los taxa se construyeran por simplesiomorfías sería imposible generar grupos inclusivos.

La escuela evolucionista ha sostenido durante años que una clasificación debe considerar tanto las relaciones de parentesco como la similitud fenotípica global, evitando los agrupamientos polifiléticos. De este modo, las clasificaciones evolucionistas pueden reconocer tanto a grupos monofiléticos como parafiléticos. La divergencia morfológica extrema de un linaje como consecuencia de la conquista de un nuevo nicho ecológico debe, según los evolucionistas, estar reflejada en la clasificación.

Las propuestas clasificatorias de las distintas escuelas no son adecuadas para todos los propósitos sistemáticos. Aunque la escuela cladista presenta una consistencia lógica más robusta y menos subjetiva que las otras, no hay que olvidar que sus clasificaciones son hipótesis históricas realizadas sobre un conocimiento incompleto del mundo natural y que, como en cualquier disciplina científica, esas hipótesis son perfectibles.

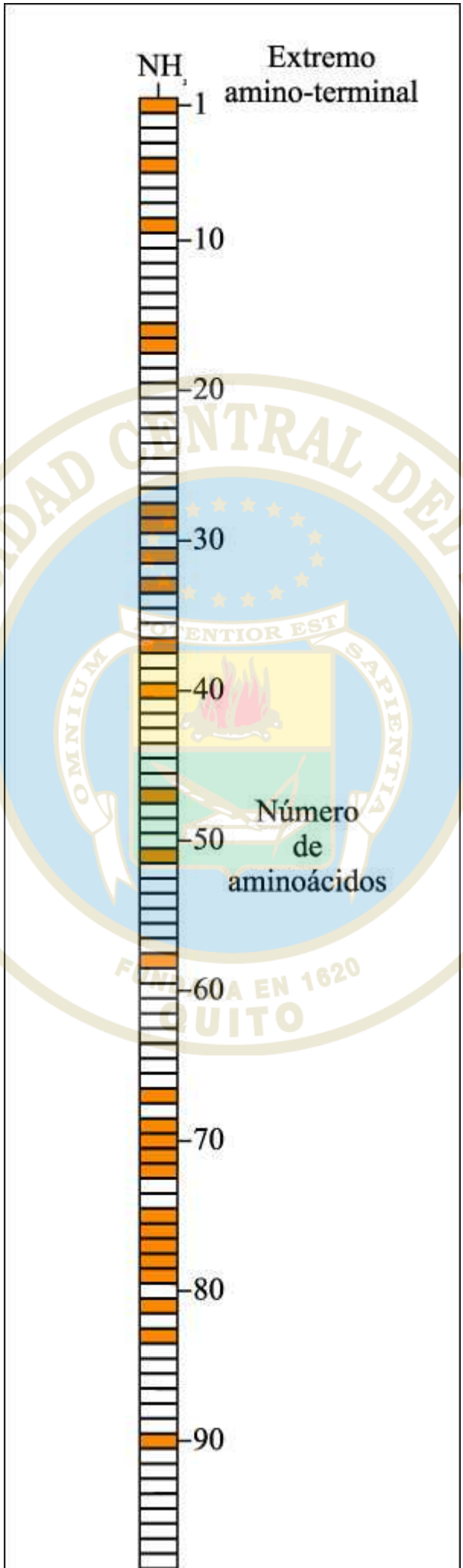
Sistemática molecular

La reconstrucción filogenética y la clasificación sistemática dependieron, durante años, de la experiencia, la sabiduría y el buen criterio de especialistas dedicados al estudio de grupos específicos. A partir de la década de 1960, distintas técnicas moleculares sirvieron para la reconstrucción filogenética y la clasificación sistemática.

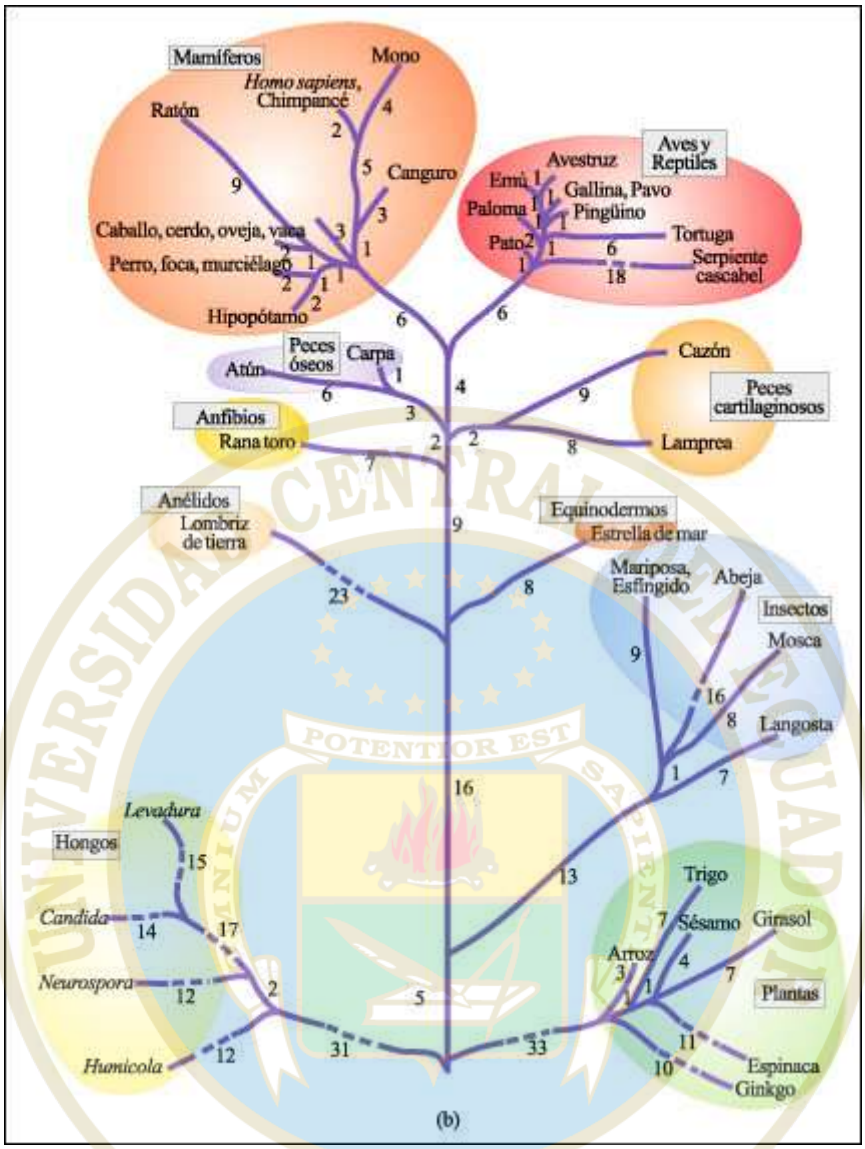
Una de las primeras proteínas analizadas en los estudios de sistemática molecular fue el citocromo c, una proteína de la cadena de transporte de electrones. Esta molécula, secuenciada en una gran variedad de organismos, permitió determinar el número de aminoácidos en que diferían cualquier par de especies.

Cuanto mayor es el número de aminoácidos distintos, mayor debe haber sido el tiempo de evolución a partir de su ancestro común; inversamente, cuanto menor es el número de diferencias, más cercana debe haber sido la divergencia.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO


NH2
Extremo
amino-terminal
1
10
20
30
40
50
60
70
80
90
Número
de
aminoácidos

En las moléculas de citocromo c de más de 60 especies que han sido estudiadas, 27 de los aminoácidos son idénticos (color).



Las principales ramas del árbol filogenético basadas en las comparaciones de las secuencias de aminoácidos de las moléculas de citocromo c.

Los números indican la cantidad de aminoácidos por los cuales cada citocromo c difiere del citocromo c correspondiente al punto de bifurcación más cercano. Las líneas de guiones indican que se ha acortado una rama y que, por lo tanto, no está representada a escala.

A medida que se acumularon datos sobre la variación de distintas proteínas en diferentes organismos, una corriente de biólogos evolutivos -los neutralistas- sugirió que los cambios de aminoácidos en una proteína ocurren mayoritariamente al azar y a una tasa constante. Los neutralistas sostienen que las distintas formas de una misma proteína (dada por su secuencia de aminoácidos) no han evolucionado por selección natural. Las variantes alélicas de una misma proteína responden a la acumulación de cambios en la secuencia de aminoácidos que resultan neutros, es decir, que no otorgan ventajas ni desventajas selectivas. La variación neutra de una misma proteína representa una manera útil de registrar el

paso del tiempo. Si las proteínas acumulan cambios a una tasa constante, los cambios pueden considerarse como el tic-tac de un reloj. Este "reloj molecular" funciona más rápido en las regiones de la proteína menos comprometidas con su función.

Una vez calculada la tasa de evolución de una proteína para un conjunto de especies de las cuales se tiene registro de su tiempo de divergencia, se puede calcular el momento en que han divergido dos especies cualesquiera. Esto se hace a partir de la construcción de una curva de calibración. La calibración del reloj molecular para una proteína específica se hace por medio del uso de fósiles. Esto sirve para conocer el tiempo de divergencia entre especies que no han dejado registro en las rocas.

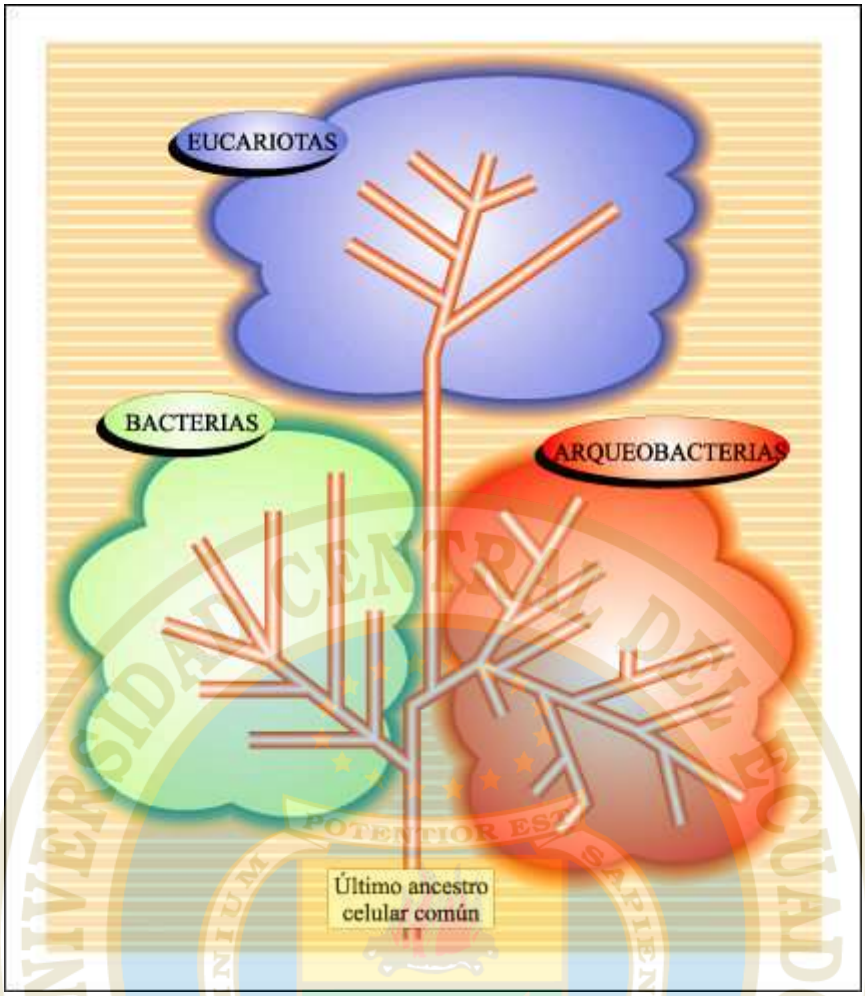
Con el advenimiento de la técnica de secuenciación de ácidos nucleicos, el uso de la secuenciación de proteínas para estimar relaciones evolutivas fue abandonado. Esto se debió, entre otras cosas, a que la secuenciación de ácidos nucleicos es técnicamente mucho más fácil -ya que trata solamente con cuatro nucleótidos diferentes comparado con los veinte aminoácidos-. Además, una vez conocida la secuencia del DNA o RNA, fácilmente puede deducirse la secuencia de proteínas.

El estudio de distintos tipos de secuencias de DNA y RNA ha permitido encontrar relojes que funcionan a tasas muy altas, muy bajas, e intermedias. Esta diversidad de tasas permite conocer de manera aceptable las relaciones filogenéticas de distintos conjuntos de organismos, relaciones entre padres e hijos, entre organismos de una misma población, entre poblaciones y subespecies, entre especies aisladas reproductivamente y entre taxa de rango supraespecífico, desde géneros distintos hasta especies de dominios diferentes.

La clasificación de los reinos y los dominios

Luego de la publicación del Sistema Natural de Linneo en 1758, y durante muchos años, se reconocían sólo dos ramas en la sistemática: la zoología y la botánica. El evolucionista alemán Ernst Haeckel propuso, a finales del siglo pasado, la construcción de un tercer reino, el de los Protistas, constituido por microorganismos. Haeckel reconoció que algunos de estos microorganismos carecían de núcleo celular y los denominó Monera. Posteriormente, las bacterias fueron reconocidas, en 1956, por Herbert Copeland como reino Monera, independiente de los Protistas. Los hongos, fueron los últimos organismos que merecieron la creación de un reino y su fundador, R. Whittaker propuso, en 1959, una clasificación general de los seres vivos que contenía cinco reinos: Monera (bacterias), Protista (protozoos), Fungi (hongos), Animalia (animales) y Plantae (plantas). Posteriormente, en 1978, Whittaker y Margulis, propusieron una modificación, conservando el número de reinos e incluyendo dentro del antiguo grupo Protistas a las algas. Este nuevo reino fue denominado Protoctista; sin embargo, gran parte de la literatura científica aún utiliza la denominación Protista. Así, esta nueva clasificación de cinco reinos consiste en Procariota (bacterias), Protoctista o Protista (algas, protozoos, mohos del limo, y otros organismos acuáticos y parásitos menos conocidos), Fungi (líquenes y hongos), Animalia (animales vertebrados e invertebrados) y Plantae (musgos, helechos, coníferas y plantas con flor).

Hasta 1977, el reino se consideraba la categoría sistemática más inclusiva. Sin embargo, la secuenciación de moléculas universales que cambian a tasas extremadamente bajas (como en el caso del rRNA) llevaron a Carl Woese y sus colaboradores a la construcción de un árbol filogenético único en el cual se diferencian tres linajes evolutivos principales.



La estructura filogenética más profunda de la diversidad biológica obtenida por Carl Woese a partir de la secuenciación de rRNA.

En la clasificación de la figura anterior, claramente se distinguen tres grupos monofiléticos distintos que corresponden a los dominios Bacteria, Archaea y Eucarya.Woese propuso entonces la categoría de dominio para cada uno de estos linajes, o grupos monofiléticos, y los denominó Bacteria, Archaea y Eucarya. El cambio propuesto por Woese resalta las diferencias, hasta ahora ocultas, entre organismos procariotas. De este modo, Monera es un grupo parafilético que debería descartarse de la clasificación biológica. En el sistema de Woese, Archaea y Bacteria son dominios distintos de organismos procariotas y el primero contiene al menos dos reinos nuevos: Crenarchaeota y Euryarchaeota. El dominio Eucarya agrupa, según esta clasificación, a los restantes reinos de organismos eucariotas.

La clasificación de Woese, como cualquier clasificación cladística, se basa en el orden de ramificación de los linajes durante el curso evolutivo. Sin embargo, no todos los taxónomos acuerdan con este principio clasificatorio y las disidencias se acentúan cuando se trata de los taxa más inclusivos de la clasificación biológica. La propuesta alternativa de Margulis, centrada en los recurrentes procesos de simbiosis, como la de Cavallier-Smith en la que propone la categoría de imperio en lugar de dominio, representan las principales propuestas evolucionistas alternativas a la cladística de Woese.

Caracteres generales que define a cada uno de los 5 reinos

Reino	Características
Procariota (bacterias)	Células de vida libre; algunas son multicelulares. Diferenciación celular incipiente en algunos grupos. In bacterias.
Protista o Protoctista	Células eucariotas. **Flagelo §** o undulipodio de estructura 9+2 en algún momento de su ciclo de vida. L unicelularidad y multicelularidad es irrelevante. Es un grupo definido por exclusión, es decir, no son ani ni procariotas. Contiene aproximadamente 27 phyla incluyendo a protozoos y algas como los organism
Hongos	Células eucariotas. Formación de **esporas §** y ausencia de undulipodio (amastigotas). Las esporas **ha** generando **hifas §** que por un proceso de septación más o menos incompleto da lugar a la formación d **citoplasma §** puede fluir en mayor o menor grado a través de la hifa. Al conjunto de hifas se le llama m estructura visible de la mayor parte de los hongos. Las hifas adyacentes pueden compartir núcleos por lugar a una célula heterocariótica cuyos núcleos se dividen por mitosis y originan una hifa dicariótica. E sexual, ambos núcleos se fusionan y forman una célula cigótica **diploide §** que se dividirá por **meiosis** esporas haploides.
Plantas	Organismos multicelulares eucariotas desarrollados a partir de un embrión que no produce una **blástul** eucariotas de la mayor parte de las plantas poseen **plástidos §** fotosintéticos, sin embargo, ésta no es exclusiva ni general de las plantas. A diferencia de los animales -cuyas células son en su mayoría diplo células son haploides o dicarióticas- las plantas alternan de manera ordenada un estadio haploide o de producen gametas por **mitosis §**- y otro diploide o de esporofito -donde se producen gametas por meios flores, el esporofito domina el ciclo de vida y el gametofito, en lugar de producir una nueva planta indepe unas pocas células dentro de la flor del esporofito. Del mismo modo, en los helechos, el esporofito es l ciclo de vida y el gametofito, a pesar de tener una fase de vida libre, no es visible a simple vista.
Animales	Organismos multicelulares eucariotas desarrollados a partir de un embrión que pasa por un estadio de multicelularidad ha surgido independientemente en todos los reinos, en los animales es característica y unidas por complejas estructuras como los **desmosomas §**, uniones denominadas "gap" y septadas. A plantas, en los animales la meiosis es gamética, es decir, a la reducción cromosómica le sigue inmedi de gametas sin posibilidad de originar individuos haploides como el gametofito.

Caracteres que definen a los tres dominios

Dominio	Características
Bacteria Organismos:Termotogales, flavobacterias, cianobacterias, bacterias púrpuras, bacterias gram-positivas, bacterias verdes no-sulfurosas.	Células procarióticas. Membranas lipídicas compuestas princ de diacil-glicerol. El **RNA ribosomal §** de la subunidad peque (16S-rRNA) es del tipo eubacteriano, es decir, posee un bucle 500-545.
Archaea Organismos: Pyrodictium,Thermoproteous, termococales, metanococales, metanobacterias, metanomicrobiales, halófilos extremos.	Células procarióticas. Membranas lipídicas compuestas princ de glicerol isoprenoides o tetraéteres de diglicerol. El RNA rib pequeña de los ribosomas (16S-rRNA) es del tipo arqueobact una estructura única entre las posiciones 180-197 ó 405-498.
Eucarya Organismos: Animales, protozoos ciliados, protozoos flagelados, plantas, hongos, diplomonas, algas rojas, euglenoides, microsporidias.	Células eucarióticas. Membranas lipídicas compuestas princi de acil-glicerol. El RNA ribosomal de la subunidad pequeña de rRNA) es del tipo eucariota, es decir, posee una estructura ún posiciones 585-655.



Capítulo 27. Procariotas y virus

Dentro de la microbiología, la bacteriología y la virología se ocupan respectivamente de los procariotas y de los virus . Los microorganismos se caracterizan pos su tamaño diminuto y su alta tasa metabólica. El alto ritmo de crecimiento y de reproducción, su gran diversidad y adaptabilidad son ventajas adaptativas importantes a la hora de colonizar nuevos ambientes: ellos presentan una distribución prácticamente ubicua en la Tierra. Estas propiedades son también valoradas en la manipulación en laboratorio y aprovechadas por los sectores agropecuario e industrial, aunque en el caso de los microorganismos patógenos puedan ser consideradas desventajas.

Los procariotas son los organismos celulares más pequeños y representan el grupo más antiguo y más abundante de los seres vivos. La biología molecular ha permitido a los biólogos identificar dos linajes distintos de procariotas: las arqueobacterias y las eubacterias.

En años recientes, los estudios de la ultraestructura y la bioquímica celular -particularmente de las vías metabólicas-, han permitido a los biólogos comenzar a desentrañar las relaciones evolutivas entre los procariotas. Avances decisivos se produjeron gracias al desarrollo de las técnicas moleculares. Las células procarióticas se caracterizan porque el DNA asociado a proteínas está en el citoplasma y no hay organelas limitadas por membranas. En el citoplasma se destaca el nucleoide , donde está situado el cromosoma . En la membrana celular , que es similar a la de los eucariotas, se encuentran los sistemas de enzimas ligados a la respiración y a la fotosíntesis .

El método más antiguo para identificar a los microorganismos es por su apariencia. Las bacterias exhiben una considerable diversidad de formas: los cocos, con forma de esfera, los bacilos, que son como bastones, y los espirilos, que son células helicoidales. Otra característica es la disposición que adoptan las células; esto está en relación con los patrones de crecimiento de cada especie.

La diversidad de formas de los procariotas está impuesta por la pared celular. Las paredes celulares de las eubacterias se presentan en dos configuraciones diferentes, que se distinguen fácilmente por su capacidad para combinarse firmemente con ciertos colorantes. Se pueden distinguir así las bacterias gram-positivas de las gram-negativas. Algunas cepas presentan estructuras asociadas a la pared celular como cápsulas, vainas, fimbrias y flagelos.

La reproducción de los procariotas es asexual por fisión binaria. La variabilidad genética se debe principalmente a las mutaciones . También se producen intercambios y recombinaciones genéticas, que pueden incluso ser interespecíficos, por otros mecanismos.

Muchos tipos de procariotas forman esporas duras y resistentes que les permiten sobrevivir en estado latente durante largos años a condiciones adversas. Algunas especies del dominio Bacteria producen estructuras especiales llamadas endosporas.

Los procariotas se ditinguen por presentar distintos requerimientos nutricionales básicos. Muchas bacterias son quimioorganotrofas; la gran variedad y cantidad de los productos de las fermentaciones son también aprovechados en la industria. Los

quimiolitotrofos se encuentran solamente entre los procariotas y usan una variedad de sustancias como donadores de electrones. Los procariotas fotosintéticos, bacterias verdes y púrpuras, arqueobacterias halófilas y cianobacterias, carecen de cloroplastos ; en las cianobacterias, los pigmentos fotosintéticos están incluidos en la membranas.

Aunque conocemos muchas enfermedades causadas por bacterias, la mayoría no son patógenas y ejercen una acción benéfica para muchos seres vivos. Su presencia es indispensable en el mantenimiento del equilibrio ecológico de la Tierra.

Los virus están formados por ácido nucleico -DNA o RNA- encerrado en una cápside proteica, en algunos casos rodeada por una envoltura lipoproteica. La reproducción del virus puede ocurrir solamente dentro de una célula hospedadora; el ácido nucleico del virus se replica y dirige la formación de nuevas cápsides proteicas utilizando las enzimas de la célula hospedadora y otro equipamiento metabólico.

Las enfermedades infecciosas pueden ser causadas por bacterias, protistas y hongos, así como también por virus. Las consecuencias de una infección dependen de varios factores, entre ellos, la invasividad y la toxigenicidad del patógeno.

El universo de los organismos microscópicos

El tamaño de los microorganismos no es una característica anodina: además de incidir en su morfología, actividad, diversidad y flexibilidad en el metabolismo, tiene importantes consecuencias en su capacidad de adaptación fisiológica, su distribución ecológica y su manipulación en el laboratorio.

La alta relación superficie a volumen, típica del diminuto tamaño de estos microorganismos, es la causa de la alta tasa metabólica que presentan lo cual, a su vez, está en relación con su rápido ritmo de crecimiento y de división celular. Muchas de sus enzimas son inducibles, lo cual les resulta ventajoso debido, entre otras causas, al escaso espacio de que disponen. Los mecanismos regulatorios desempeñan un papel fundamental, ya que les otorgan una gran flexibilidad metabólica, y son detectables más fácilmente que en otros organismos. La elevada relación superficie a volumen implica extensas interacciones con el entorno y estrategias particulares de adaptación. Los organismos unicelulares de vida libre se encuentran, de por sí, expuestos permanentemente a las variaciones ambientales. Éste no es el caso de los que habitan en medios más constantes o incluso isotónicos, como es el caso de ciertos parásitos.

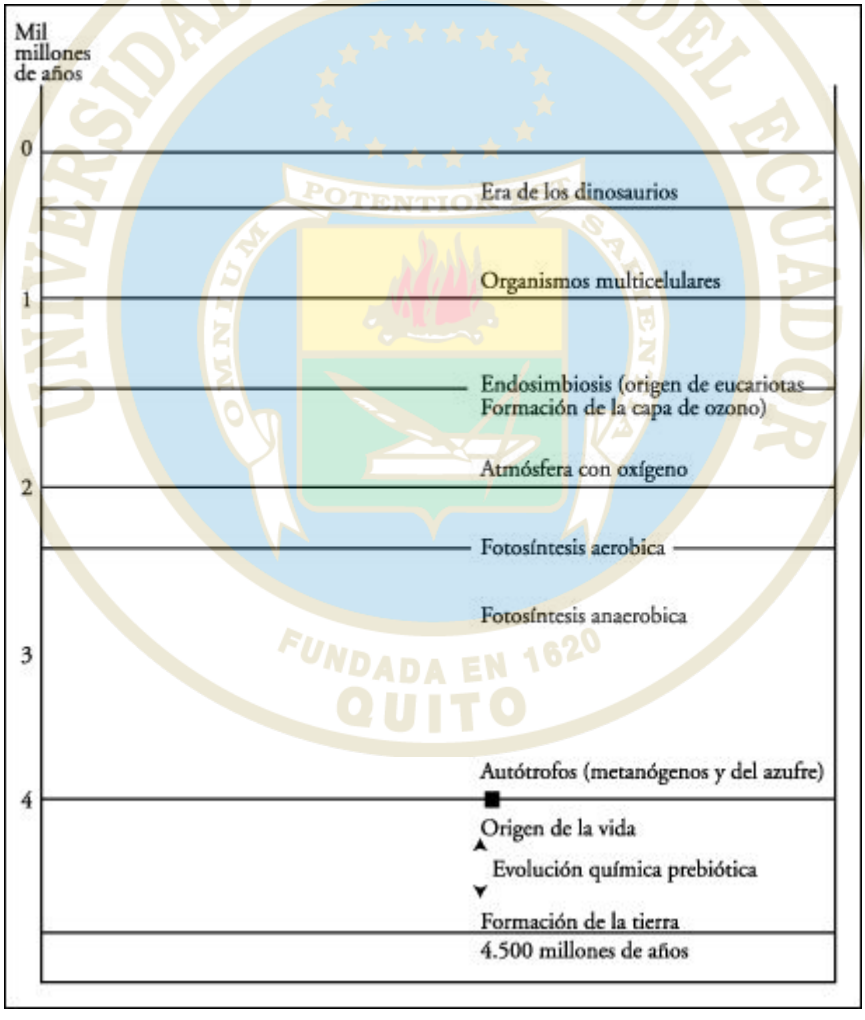
Muchos microorganismos son importantes agentes de enfermedades.

El estudio de las enfermedades infecciosas y de la forma de combatirlas condujo al estudio de la relación hospedador-agente infeccioso, a profundizar el conocimiento de los mecanismos de defensa inmunitarios, y a mejorar y descubrir nuevos métodos de identificación del agente infeccioso y de diagnóstico de enfermedades. Esto dio origen, dentro de la microbiología, a distintas ramas tales como la inmunología, la virología, la bacteriología, la parasitología y la micología que, desde hace ya tiempo, constituyen vastas disciplinas en sí mismas. Así, los virus, que según la mayoría de las definiciones no son seres vivos, por su tamaño microscópico y sus propiedades causantes de enfermedades son estudiados tradicionalmente por la microbiología. Los progresos alcanzados en esta área han desembocado en múltiples aplicaciones, entre ellas, la creación de vacunas, el uso de antibióticos, el uso de la técnica de esterilización o de métodos desinfectantes.

Además de los microorganismos causantes de enfermedad, la microbiología también estudia aquellos que tienen una acción benéfica para el hombre u otros seres vivos. Es el caso, por ejemplo, de los habitantes naturales del tracto digestivo y vaginal, de las bacterias y hongos presentes en los quesos, yogures y leches fermentadas y de las bacterias que viven en relación estrecha con plantas leguminosas. Así, el desarrollo y las mejoras logradas en las técnicas de cultivo de los microorganismos no fueron impulsados solamente por el deseo de combatir las enfermedades por ellos provocadas.

Desde la antigüedad, el hombre ha aprovechado los productos metabólicos de ciertos microorganismos para elaborar distintos alimentos sin conocer los mecanismos biosintéticos ni los propios organismos implicados.

Las bacterias consisten en una sola célula de tipo procariota. Están representados por las arqueobacterias -o bacterias antiguas- y las eubacterias -o bacterias verdaderas-. Los procariotas son el grupo de organismos más antiguo sobre la Tierra; los registros fósiles muestran que se hallan presentes desde hace unos 3.800 millones de años.



Cuadro sinóptico evolutivo: escala de tiempo aproximada, en millones de años, de los acontecimientos que tuvieron lugar en la historia de la vida en la Tierra.

Los primeros seres vivos probablemente fueron termófilos (amantes del calor) y

anaeróbicos (que viven sin oxígeno). En esa época, la Tierra se encontraba mucho más caliente que en la actualidad y en la atmósfera no había oxígeno libre.

Desde entonces, estos microorganismos se han diversificado enormemente y han llegado a ser los organismos más abundantes.

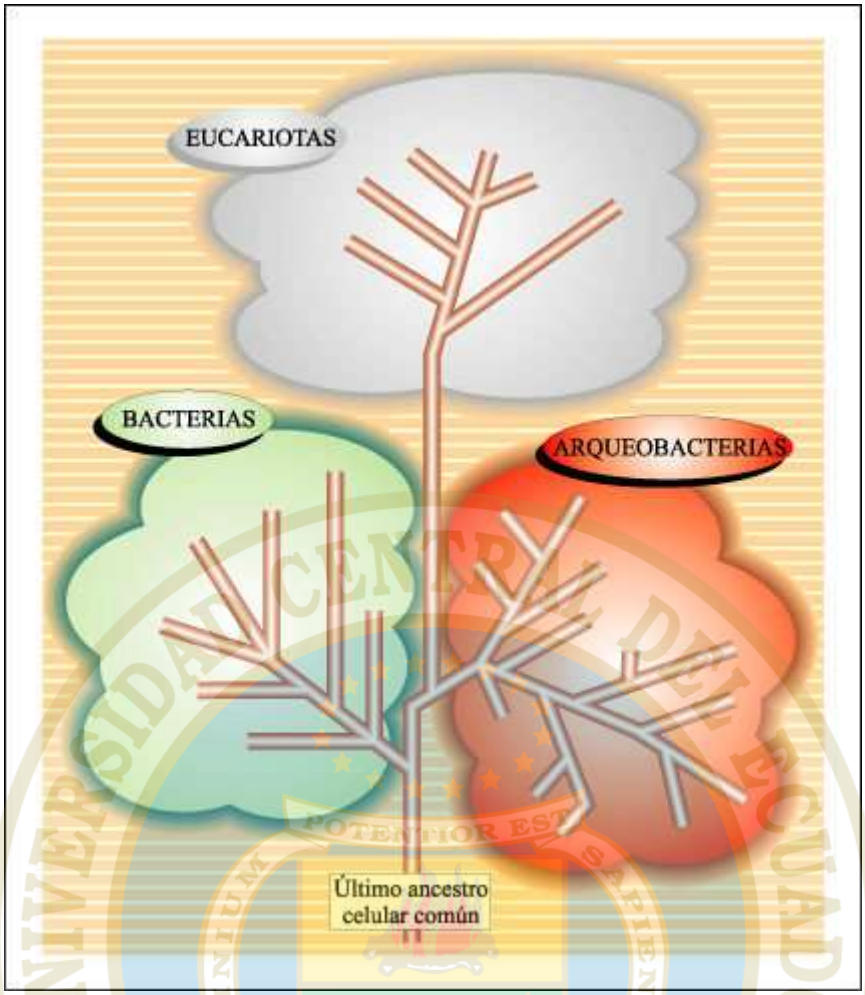
En cuanto a su nutrición y aprovechamiento de la energía, encontramos todas las alternativas posibles: algunos organismos utilizan la energía proveniente de reacciones químicas mientras que otros son capaces de fotosintetizar; la mayoría utiliza el carbono derivado de compuestos orgánicos y algunos usan el CO_2 como fuente de carbono. Con respecto a la respiración celular, no encontramos menos opciones: el oxígeno puede ser vital o letal según el metabolismo de cada bacteria; ciertas especies, incluso, pueden existir con o sin él. Así, algunos procariotas se encuentran entre los escasos organismos modernos que pueden sobrevivir sin oxígeno libre y obtener su energía por procesos anaerobios. Los procariotas pueden sobrevivir en muchos ambientes que no toleran otras formas de vida.

Evolución y clasificación de los procariotas

La mayoría de las características usadas para determinar las relaciones filogenéticas entre los eucariotas, como por ejemplo, las estructuras anatómicas intrincadas y los patrones complejos de reproducción, desarrollo y crecimiento, simplemente no existen en los procariotas. Los científicos dedicados al estudio de los procariotas se veían obligados a basarse en las diferencias fenotípicas, aunque algunas, tales como la forma de la célula y de las colonias, probablemente hayan aparecido una y otra vez. Por el contrario, otros aspectos, como la capacidad de fotosintetizar o de formar esporas, se han perdido independientemente en varios linajes. Muchas de estas características no reflejan entonces relaciones filogenéticas.

Basados en el análisis comparativo de secuencias del RNA ribosomal se han establecido tres linajes celulares -o dominios - distintos: Archaea, Eukarya y Bacteria. Sólo uno de estos linajes, Eukarya, es eucariota. A pesar de que Archaea y Bacteria son estructuralmente procariotas, a nivel molecular son evolutivamente tan diferentes uno de otro como cada uno lo es de Eukarya. Se piensa que los tres grupos derivan de un organismo ancestral común: "el ancestro universal". Los distintos linajes evolutivos que forman parte de los dominios Bacteria y Archaea se determinaron también por análisis del rRNA. Actualmente, el dominio Archaea, correspondiente a las arqueobacterias, comprende los reinos Crenarchaeota, Euryarchaeota y Korarchaeota, aunque este último es aún discutido.

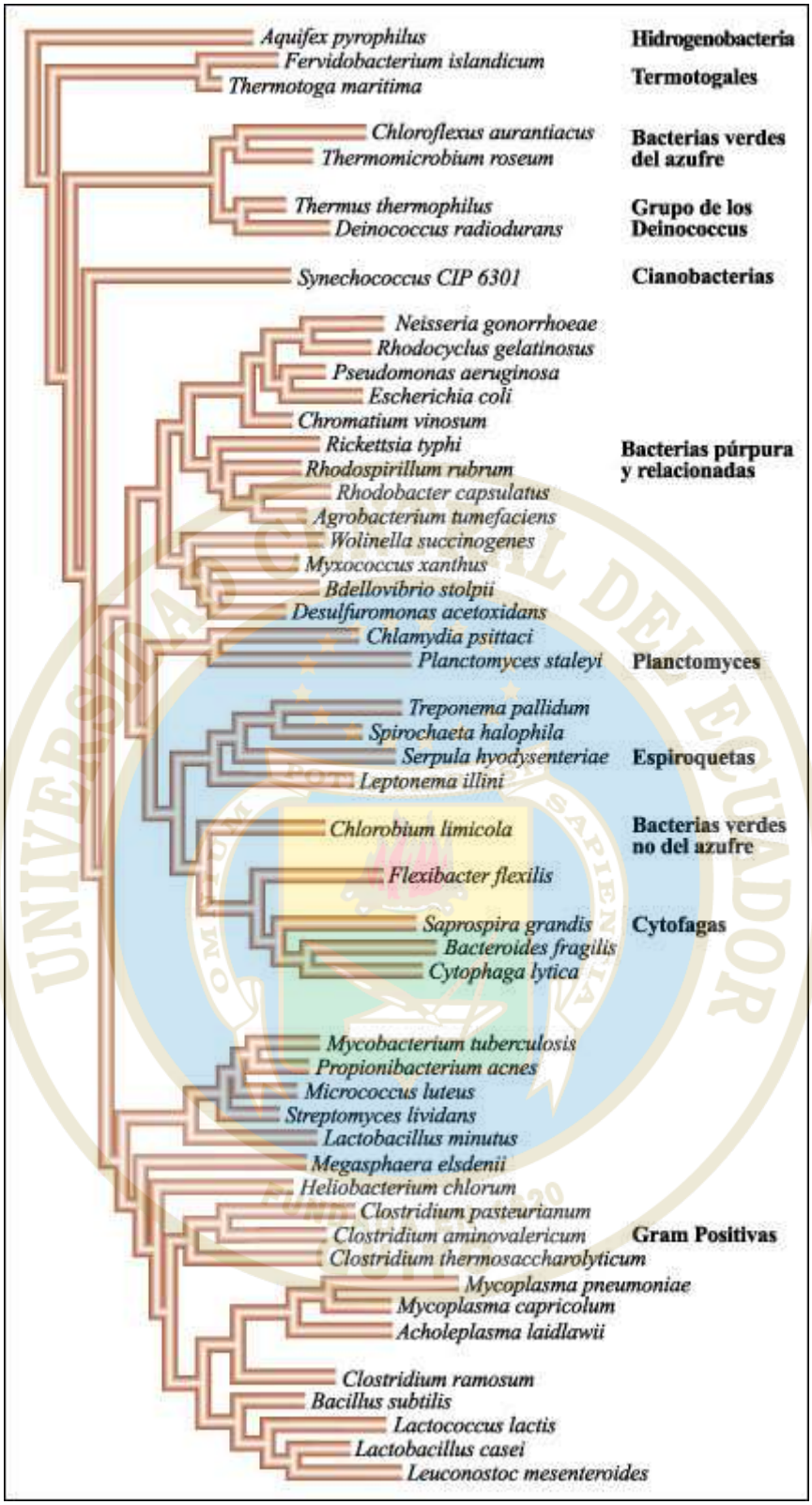
El dominio Bacteria, correspondiente a las eubacterias, comprende por lo menos doce linajes evolutivos distintos o reinos.



Esquema global de las relaciones evolutivas de los seres vivos.



Árbol filogenético derivado del análisis comparativo de secuencias del rRNA 16S de los procariotas Archaea



Dominio Bacteria.

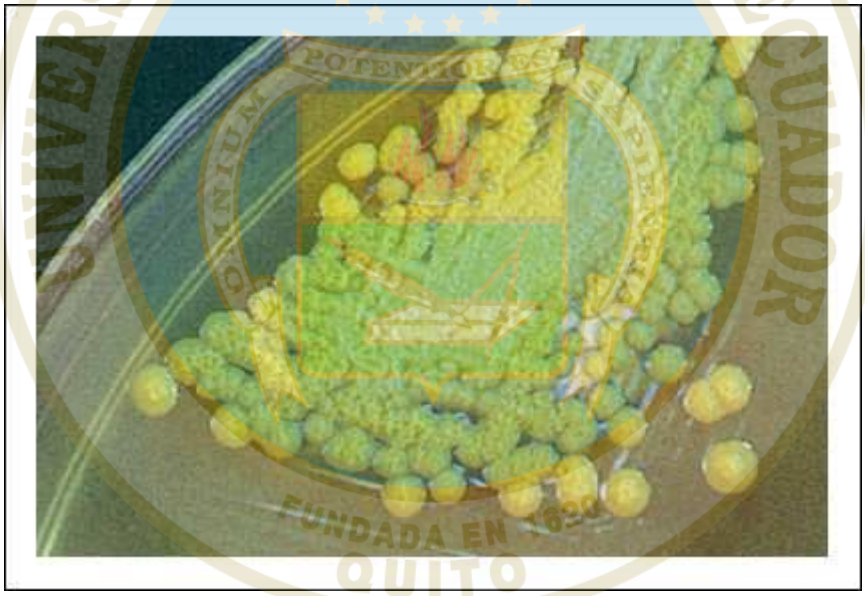
Las distancias evolutivas relativas entre los dominios y este ancestro universal están aún en discusión. Dentro de los dominios Archaea y Bacteria se muestran algunos representantes de los reinos, los linajes evolutivos que derivan de cada dominio, de acuerdo con los estudios más recientes.Las eubacterias que son

fotosintéticas incluyen a las cianobacterias, las bacterias verdes y muchas de las bacterias púrpura. Íntimamente relacionadas con las bacterias púrpura hay muchas formas no fotosintéticas familiares que incluyen a E. coli y al género Pseudomonas.

Las relaciones filogenéticas entre los procariotas emergieron a partir de análisis genotípicos, pero la taxonomía bacteriana se basa tradicionalmente en análisis fenotípicos. Así, a diferencia de otros organismos, la filogenia y la taxonomía bacterianas no son equivalentes.

En cuanto a la identificación de las especies, en la taxonomía bacteriana ciertos caracteres son de particular importancia: la morfología de lascolonias, la morfología de las células, su tinción con distintos colorantes, la movilidad, la presencia o ausencia de estructuras celulares, las condiciones de cultivo, los parámetros de crecimiento, el metabolismo, la resistencia a antibióticos y el porcentaje de ciertas bases nitrogenadas.

A pesar de que los caracteres fenotípicos han provisto de poca información a la filogenia bacteriana, continúan siendo de gran utilidad y de uso rutinario en el diagnóstico y tratamiento médico y veterinario, en la agricultura y en la microbiología industrial. Por eso, para nuestros propósitos, el examen de las características de los organismos procariotas es la mejor introducción a su diversidad.



En la figura se observan colonias mucosas de Pseudomonas cepacia.

Las colonias de la figura son bacilos gram-negativos, aerobios, que pueden producir infecciones pulmonares y urinarias, y son muy resistentes a antibióticos.

La célula procariótica

Al observar la célula se destaca una región densa -el nucleoide-, donde está situado el cromosoma §. Todos los cromosomas de los procariotas consisten en una sola molécula circular de DNA que puede estar asociada con una pequeña cantidad de RNA y proteínas no histónicas. También, puede haber uno o más plásmidos. Los estudios del cromosoma procariótico han contribuido enormemente a nuestro conocimiento de los mecanismos genéticos.

El citoplasma de los procariotas carece de citoesqueleto. A menudo, tiene una apariencia granular fina, debida a sus muchos ribosomas que, aunque son un poco más pequeños que los de los eucariotas, tienen la misma configuración general. El citoplasma no contiene núcleo ni organelas y no está dividido en compartimientos por membranas, excepto en las cianobacterias que, como veremos, contienen un extenso sistema de membranas donde se hallan los pigmentos fotosintéticos.

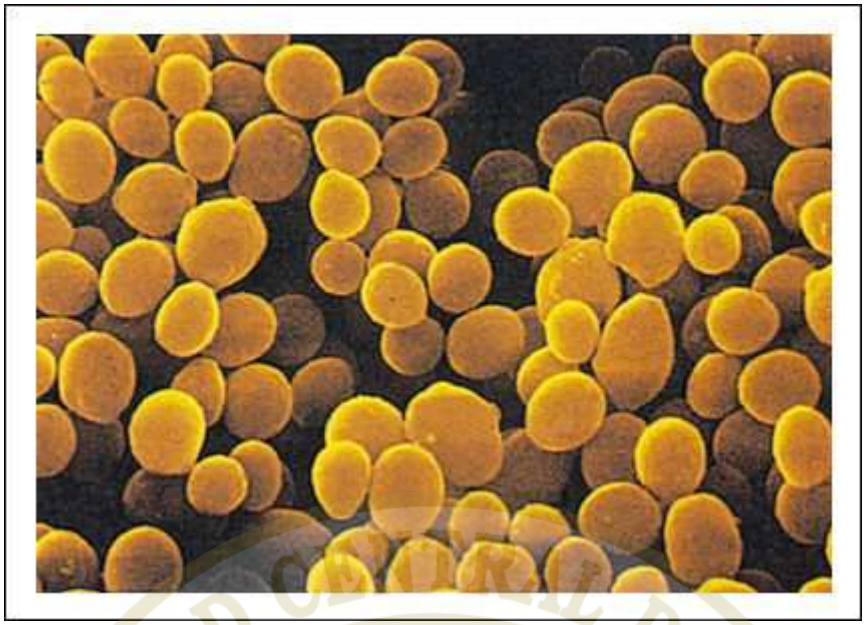
Diversidad de formas

Las bacterias exhiben una considerable diversidad de formas, pero entre las más frecuentes distinguimos: los denominados cocos, que tienen forma de esfera, los bacilos como Escherichia coli, que son como bastones de longitud variable de extremos redondeados, y los espirilos, que son células helicoidales. Algunas variantes de estas formas son los cocobacilos (óvalos) y las bacterias corineformes, bacilos irregulares con un extremo ensanchado. Menos frecuentes son los vibriones, con forma de coma (cortos bastones encorvados). El más conocido es Vibrio cholerae, agente causante del cólera.



Los bacilos de Clostridium botulinum, causante de intoxicaciones alimentarias graves, secretan una toxina mortal.

Las formas abultadas que se observan en la figura son estructuras de resistencia que le permiten sobrevivir en condiciones adversas. También tienen forma de bacilos las bacterias que causan difteria (Corynebacterium diphtheriae) y tuberculosis (Mycobacterium tuberculosis), así como la familiar E. coli.



Estas minúsculas células de Micrococcus luteus tienen forma de cocos como muchas otras bacterias.

Entre las bacterias con forma de cocos se encuentra Streptococcus pneumoniae, uno de los agentes causantes de la neumonía bacteriana; Streptococcus lactis, que se usa en la producción comercial de queso, y Nitrosococcus, bacteria del suelo que oxida amoníaco a nitrato.



Las espiroquetas del género Leptospira

Las espiroquetas infectan muchos animales salvajes y pueden transmitirse al hombre a través de las ratas causando leptospirosis.

La espiroqueta de la figura mide 500 micrómetros de largo, que es un tamaño enorme para un procariota. El Treponema pallidum, otra espiroqueta, es el agente causante de la sífilis. Los espirilos enrollados helicoidalmente son menos comunes

que los cocos y los bacilos. Con la excepción de algunas especies que pueden exhibir formas celulares distintas, la forma de las células es característica de cada especie bacteriana.

Otra característica es la disposición que adoptan las células; esto está en relación con los patrones de crecimiento de cada especie. Los cocos, por ejemplo, después de dividirse, pueden quedar dispuestos de a pares ("diplococos"), en racimos ("estafilococos") o pueden formar cadenas ("estreptococos"). Staphylococcus aureus, por ejemplo, produce infecciones caracterizadas por forúnculos o abscesos pero, dentro del género Staphylococcus, y de la familia Micrococcaceae, sólo tres especies son de importancia médica. Los bacilos habitualmente se separan después de la división celular. Cuando no es así, como se dividen por el plano transversal, quedan unidos por los extremos formando filamentos. En algunos géneros, estos filamentos son de aspecto de moho, y el prefijo mico -del griego myco (hongo)- forma parte del nombre genérico. Este es el caso de Mycobacterium tuberculosis, el bacilo causante de la tuberculosis. Este tipo de asociaciones no significan, sin embargo, multicelularidad: todas las células son completamente viables e independientes.

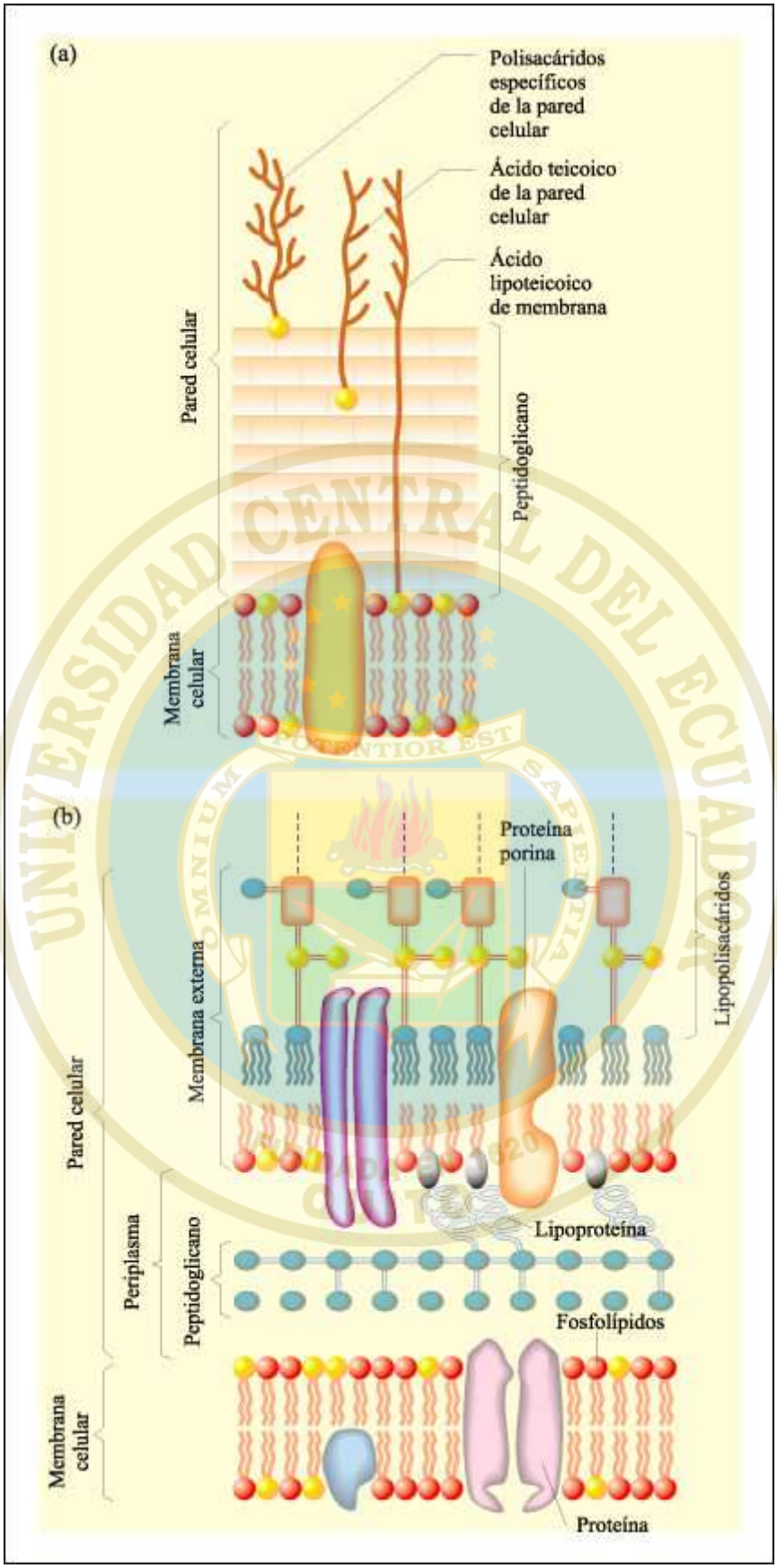
Morfología de las células bacterianas

La composición química de la membrana de las eubacterias es similar a la de una célula eucariótica: los ácidos grasos son generalmente lineales y la unión entre ellos y el glicerol es de tipo éster. Esta es una característica de los dominios Bacteria y Eukaria. Sin embargo, las membranas bacterianas carecen de colesterol u otros esteroides excepto en los micoplasmas (las células más pequeñas de vida libre). Por el contrario, los lípidos de la membrana de las arqueobacterias están formados por hidrocarburos largos y ramificados que se unen al glicerol por una unión de tipo éter. Éste es uno de los criterios no genéticos más usados para diferenciar a los tres dominios. En los procariotas aerobios, en la membrana celular se ubican las moléculas transportadoras de electrones de la cadena respiratoria. En las bacterias fotosintéticas, pero no en las cianobacterias, en la membrana también se encuentra la maquinaria fotosintética. La membrana contiene, además, sitios de unión específicos para las moléculas de DNA que asegurarían la separación de los cromosomas replicados durante la división celular.

Casi todos los procariotas están rodeados por una pared celular que da a la célula su forma característica. En algunos casos, la pared es flexible pero, en general, es rígida. Dado que la mayoría de las bacterias son hipertónicas en relación con su ambiente, estallarían si no tuviesen pared.

La pared celular de cada uno de los dos linajes procariotas tiene una composición particular que es, a su vez, distinta de la que poseen los eucariotas.

El tipo de tinción celular, como resultado del uso de ciertos colorantes, es uno de los caracteres fenotípicos que hemos mencionado para la identificación de las bacteriasLa coloración de Gram es de uso prácticamente universal para la identificación de eubacterias y refleja una diferencia fundamental en la arquitectura de la pared celular de las eubacterias.



Esquemas de las paredes celulares de eubacterias gram-positivas (G+) y gram-negativas (G-).

a) La pared de las G+ consta de sólo una capa de 10 a 80 nm de espesor de peptidoglicano. b) La pared de las G- consta de una capa de 2 a 3 nm de espesor de peptidoglicano, el periplasma y una membrana externa de 7 a 8 nm de espesor con lipoproteínas y lipopolisacáridos de estructura similar a la membrana celular.

Algunas bacterias, por fuera de la pared celular, secretan una cápsula de polisacáridos viscosa. La cápsula sirve de protección contra la desecación y los materiales tóxicos, promueve la concentración de nutrientes en la superficie de la célula y participa en la adherencia celular. Aunque en general su presencia no es vital para la bacteria, durante una infección la puede proteger del sistema inmune del hospedador y aumentar así su virulencia.

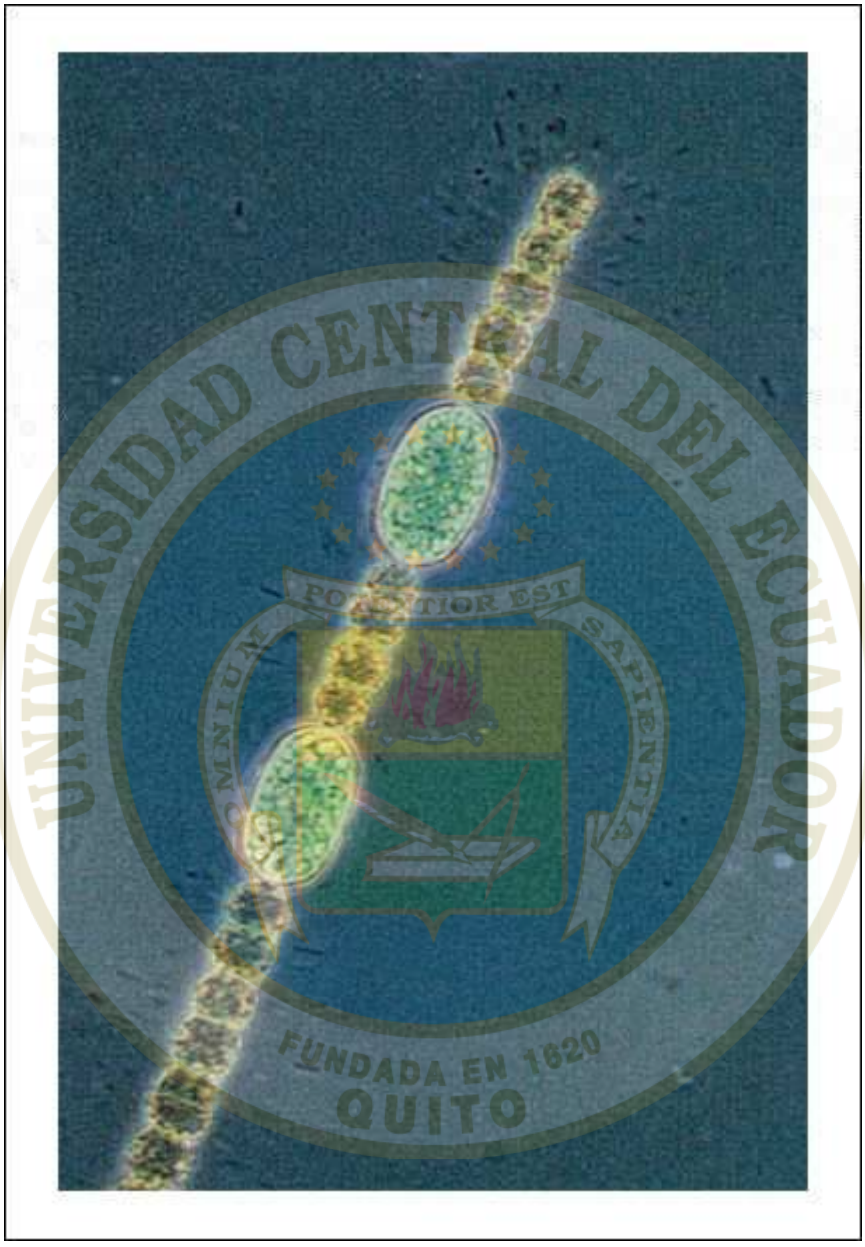
Algunas bacterias presentan otras sustancias en su superficie externa, además de las cápsulas. Por ejemplo, las células de muchas cianobacterias y de las bacterias deslizantes, grupo no fotosintético, forman estructuras filamentosas que secretan una baba o moco.



UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
OMNIUM POTENTIOR EST SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO

Oscillatoria, una cianobacteria filamentosa.

Aunque muchas cianobacterias son no-móviles, las formas filamentosas típicamente se deslizan sobre un mucílago secretado por las células. Como se puede imaginar dado su color verde, todas las cianobacterias son fotosintéticas.



Filamentos de células de una cianobacteria de agua dulce del género Anabaena.

Cuando la concentración de nitratos es muy pequeña, ciertas células, como las dos más grandes del filamento, se diferencian y se especializan en células que no realizan fotosíntesis sino que fijan el nitrógeno de compuestos orgánicos.

Algunas bacterias tienen extensiones largas, delgadas, conocidas comúnmente como flagelos, y pelos que son de composición y función diferentes. Los flagelos bacterianos son responsables de la movilidad y, según las especies, pueden aparecer como penachos, de número variable, en uno o en los dos polos de la célula; también pueden estar distribuidos en toda su superficie. Se encuentran más

a menudo en las bacterias gram-negativas y están constituidos por tres partes: el filamento, el gancho y el cuerpo basal.

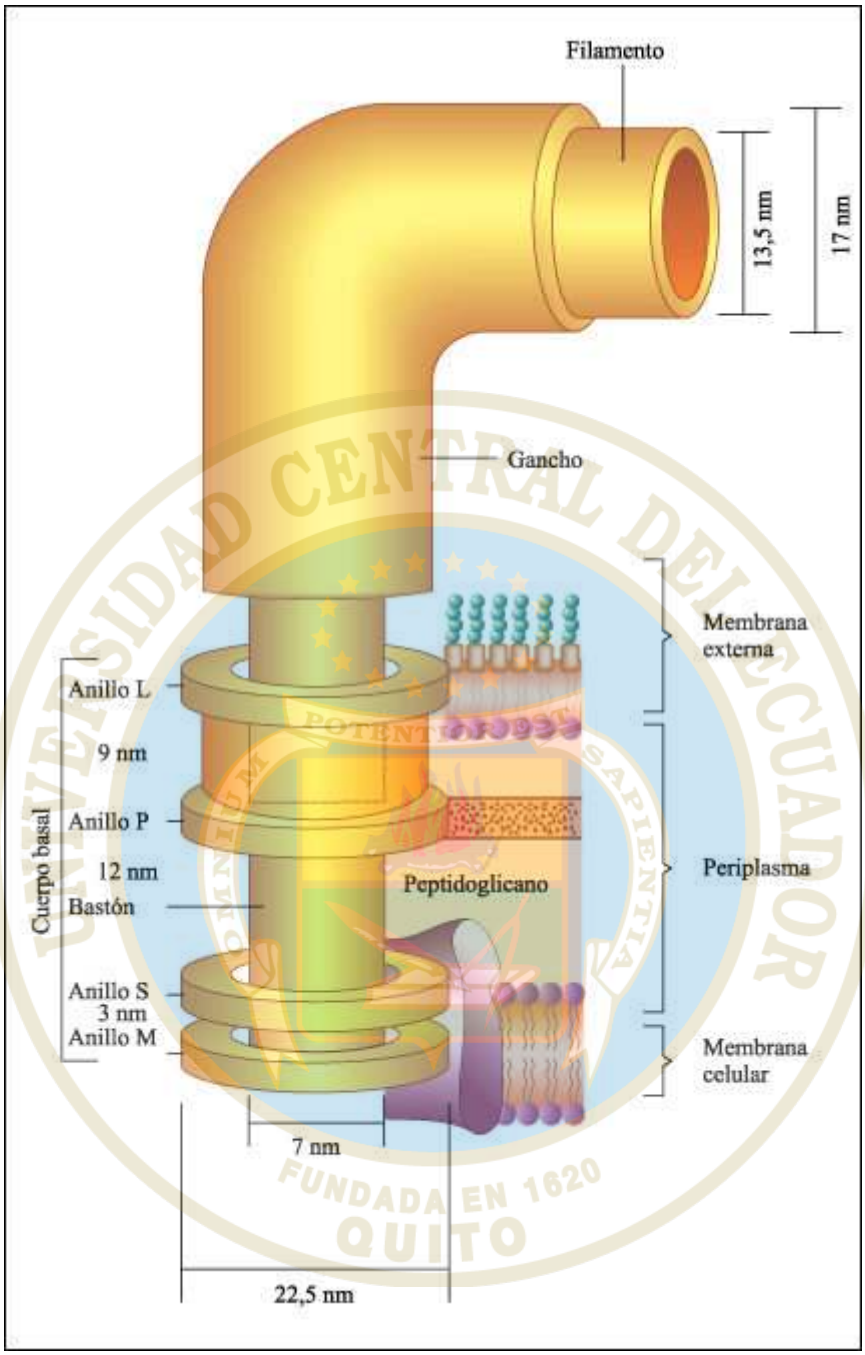


Diagrama de la ultraestructura de un flagelo.

El cuerpo basal, que sirve para amarrar el flagelo, está formado por dos pares de anillos que rodean un bastón. Los anillos M, S, P y L están integrados en la membrana celular, el espacio periplasmático, el peptidoglicano y los lipopolisacáridos de la membrana externa. En las bacterias gram-positivas sólo existen los anillos M y P. El filamento está constituido por subfibrillas de flagelina que forman una hélice con un centro hueco. Las variaciones en el diámetro (13 a 17 nanómetros según las especies) probablemente corresponda a la composición específica de la flagelina.

Las fimbrias son apéndices con aspecto de pelos que están presentes, en número variableen las bacterias gram-negativas sean o no flageladas. Las fimbrias, que parecen tener origen en la membrana celular; carecen de cuerpo basal y de gancho. Participan en la formación de pares específicos durante la conjugación y sirven de sitio de adhesión de virus bacterianos.

Reproducción y variabilidad genética

Los procariotas se reproducen típicamente por fisión binaria. Una célula "madre" duplica su material genético y celular que se reparten equitativamente dando lugar a dos células "hijas" genéticamente idénticas a la original. Se trata de una reproducción asexual. Luego de numerosas multiplicaciones a partir de una célula, se obtiene un clon o colonia de células iguales. En este caso, los genes se transfirieron verticalmente, de generación en generación de la célula madre a las células hijas.

Este esquema puede alterarse si se producen mutaciones que constituye la mayor fuente de variabilidad genética de los procariotas.

Al ser los procariotas básicamente haploides, las mutaciones pueden expresarse más rápidamente y ser así también seleccionadas. Las mutaciones y el corto tiempo de generación de los procariotas son, en gran medida, responsables de su extraordinaria capacidad de adaptación y diversidad. Además, esto ha permitido realizar avances notables en la genética.

Otras fuentes adicionales de variabilidad genética en los procariotas están dadas por la conjugación, la transformación y la transducción. Aunque estos mecanismos difieren bastante de los implicados en la reproducción sexual de los eucariotas §, todos permiten la transferencia, y la recombinación genética.

En los tres mecanismos mencionados, se trata de una transferencia horizontal (o lateral) de genes que habitualmente se produce entre organismos de una misma especie. Aunque en los procariotas existen barreras (tales como enzimas de restricción, receptores y otras estructuras de membrana específicas) a la entrada de DNA exógeno y a su recombinación con el DNA propio, en algunos casos se producen "fallas" y, como consecuencia, ocurren intercambios genéticos interespecíficos. Estas recombinaciones pueden acarrear serias dificultades y confusiones cuando se trata de establecer el origen filogenético de algún taxón.

Formación de endosporas

Algunas especies del dominio Bacteria producen estructuras especiales llamadas endosporas. Se trata de células diferenciadas con características fenotípicas propias. Las características más sobresalientes son: 1) su extraordinaria resistencia, sobre todo al calor, pero también a la desecación, a las radiaciones, a ácidos y a desinfectantes químicos y 2) su perdurabilidad: pueden permanecer años "en reposo" pero continuar siendo viables.

Nutrición y metabolismo de los procariotas

De acuerdo con los requerimientos nutricionales básicos, encontramos cuatro categorías fundamentales de procariotas. En cuanto a la fuente de energía utilizada, los organismos que utilizan la luz se denominan fotótrofos y los que obtienen la energía a partir de la oxidación de compuestos químicos se llaman quimiotrofos. Del mismo modo, como fuente de carbono, los organismos pueden utilizar

compuestos inorgánicos, como el CO2.Estos organismos se denominan litotrofos. Si utilizan compuestos orgánicos -el más universalmente utilizado es la glucosa- se denominan organotrofos. A los fotótrofos también se los conoce como autótrofos (se bastan a sí mismos) en contrapartida con los heterótrofos cuyos compuestos orgánicos derivan de los procesos anabólicos de otros seres vivos.

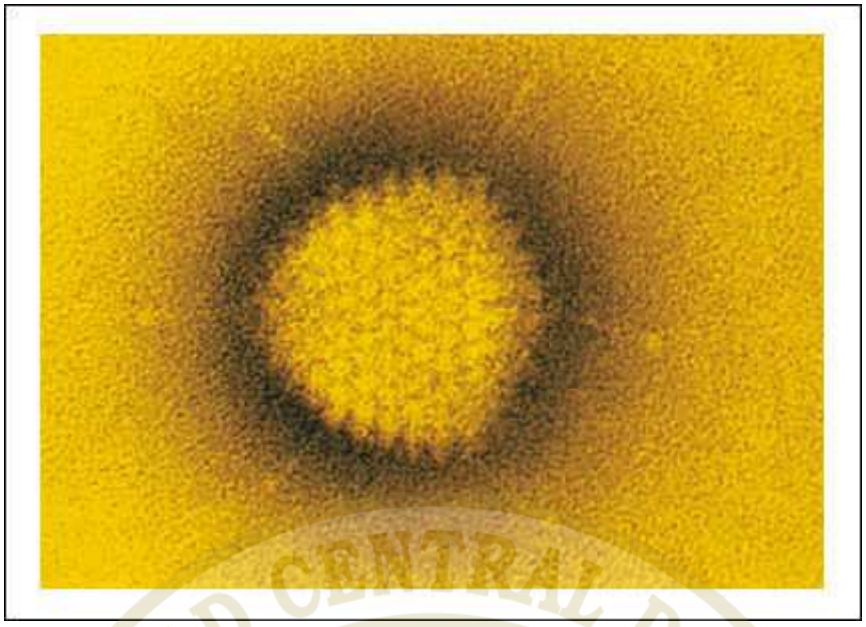
Fuentes de energía y de carbono de las bacterias

Tipo de organismo	Fuente de energía	Fuente de carbono	Dad
Fotolitotrofos Bacterias verdes y purpúreas del azufre, cianobaterias	Luz	CO_2	Compue
Fotoorganotrofos Bacterias purpúreas no del azufre	Luz	Compuestos orgánicos (y CO_2)	Compue (alcohol etc.)
Quimiolitotrofos Arqueobacterias hipertermófilas del azufre, metanógenas, bacterias del hidrógeno, del hierro, nitrificantes, carboxibacterias	Química. Reacciones de oxidorreducción	CO_2	Compue S, S^{2-},
Quimioorganotrofos La mayor parte de las bacterias	Química Reacciones de oxidorreducción	Compuestos orgánicos	Compue (glucosa carbono

Los virus: unidades de información genética

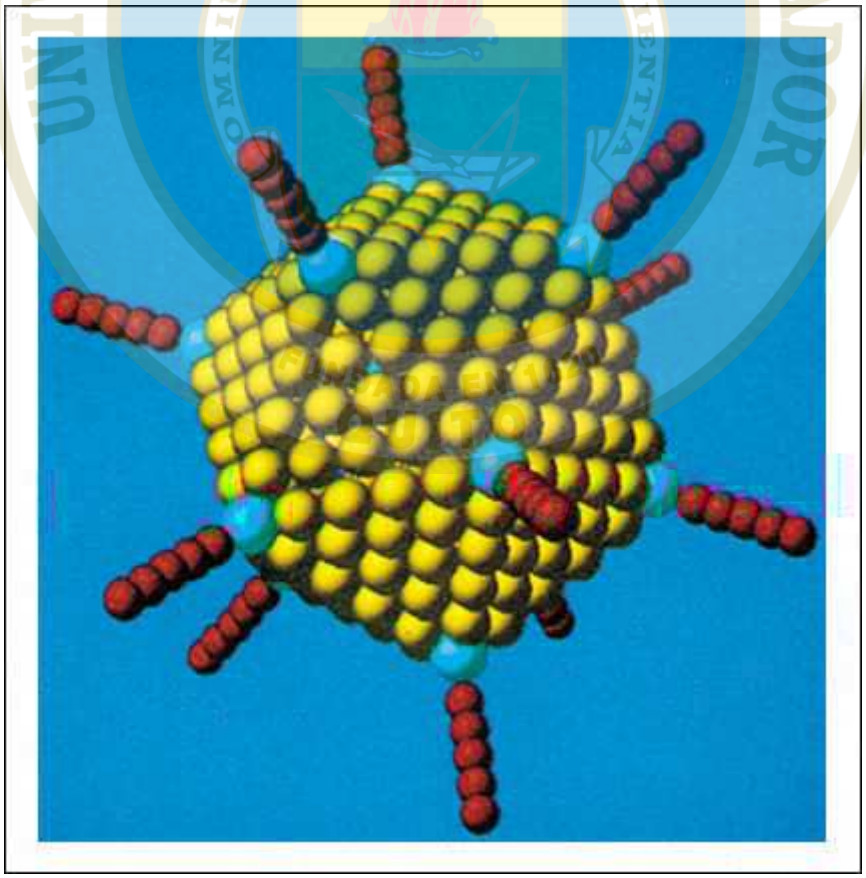
Los virus están formados por una región central de ácido nucleico, DNA o RNA, rodeado por una cubierta de proteína o cápside y, en algunos casos, por una envoltura lipoproteica. Se reproducen solamente dentro de las células vivas, apoderándose de las enzimas y de la maquinaria biosintética de sus hospedadores. Sin esta maquinaria, serían tan inertes como cualquier otra macromolécula, o sea, sin vida según la mayoría de los criterios. Los virus difieren entre sí en su tamaño, forma y composición química de su genoma. Estas características son utilizadas para su identificación y clasificación. En las primeras etapas de la virología, los virus se clasificaban según su patogenicidad, su presencia en determinados órganos o el modo en que se transmitían. El advenimiento de nuevas técnicas, como la microscopía electrónica, permitió visualizar directamente las partículas virales -o viriones- y determinar de este modo, en forma más precisa su forma y tamaño.

En los siguientes esquemas se muestran varias estructuras virales representativas.

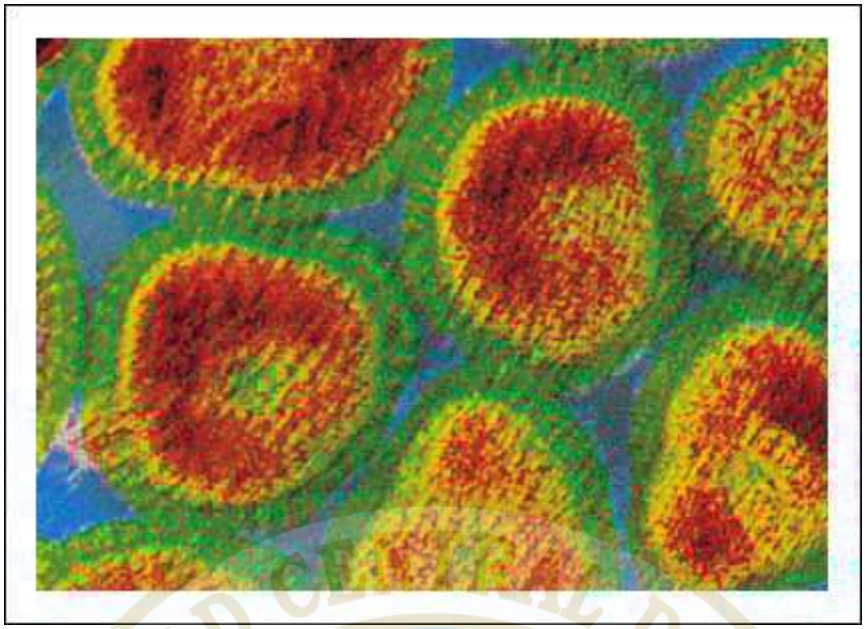


Adenovirus, uno de los muchos virus que causan los resfríos en los humanos.

Este virus es un icosaedro. Cada uno de sus veinte lados es un triángulo equilátero, compuesto por idénticas subunidades proteicas. Muchos virus están constituidos sobre este principio. Hay 252 subunidades en total. Dentro del icosaedro, se encuentra el genoma viral de DNA de doble cadena.



Modelo del adenovirus, generado por computadora.



Fotomicrografía electrónica del virus de la influenza o gripe.

El virus está compuesto por un genoma segmentado en 8 moléculas de RNA de cadena simple, que se asocian con moléculas de una proteína que le confieren forma helicoidal. Los RNA genómicos asociados con la proteína reciben el nombre de nucleocápsides. Rodeando las nucleocápsides, existe una membrana lipoproteica a través de la cual emergen las glucoproteínas virales de envoltura (neuroaminidasa y hemaglutinina). El virus de la influenza muta frecuentemente. Los cambios en su ácido nucleico alteran las proteínas de la envoltura externa y, por lo tanto, los anticuerpos previamente formados ya no lo "reconocen". Es probable que surjan nuevas cepas de virus de influenza más rápidamente que las vacunas que puedan producirse para combatirlas.

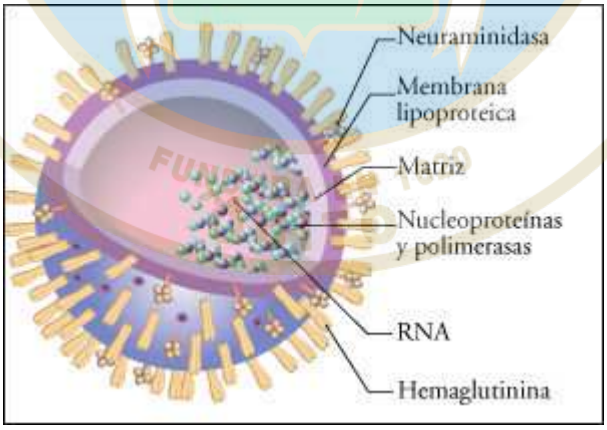
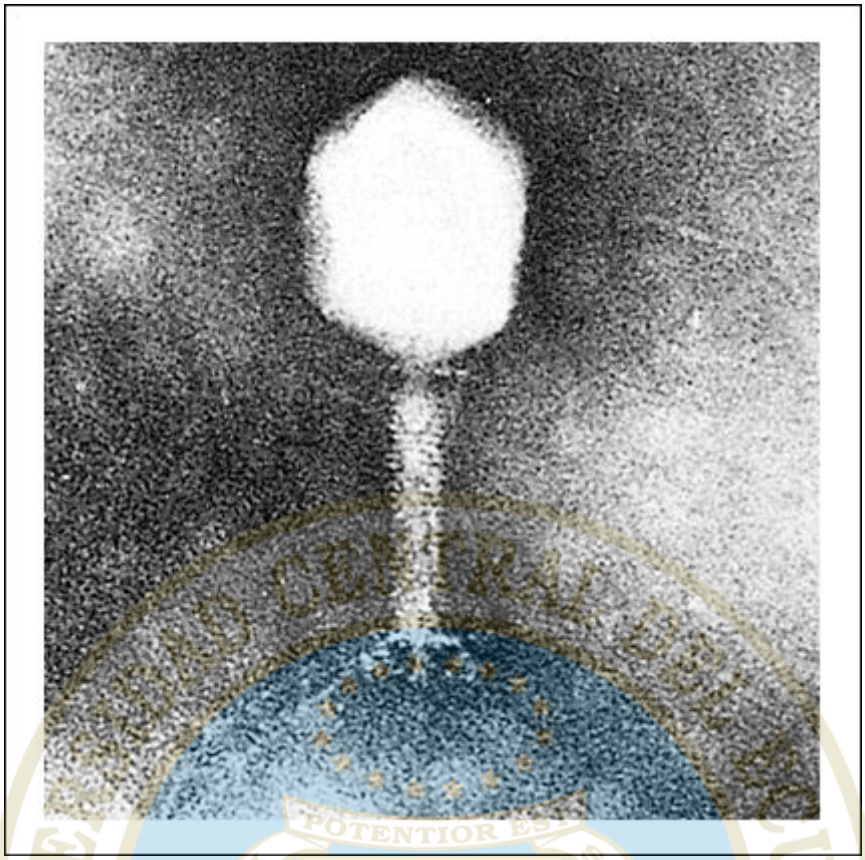


Diagrama del virus de la gripe.



Fotomicrografía electrónica de un bacteriófago Tpar, mostrando sus muchos componentes estructurales diferentes.

El DNA del virus codifica todas las proteínas necesarias. La cabeza de la cápside, las estructuras más importantes de la cola y las fibras de la cola se ensamblan por separado. Después de que el DNA ha sido insertado en la cabeza de la cápside, el ensamble de la cola preformada se une a ella. La adición de las fibras de la cola completa la partícula viral.

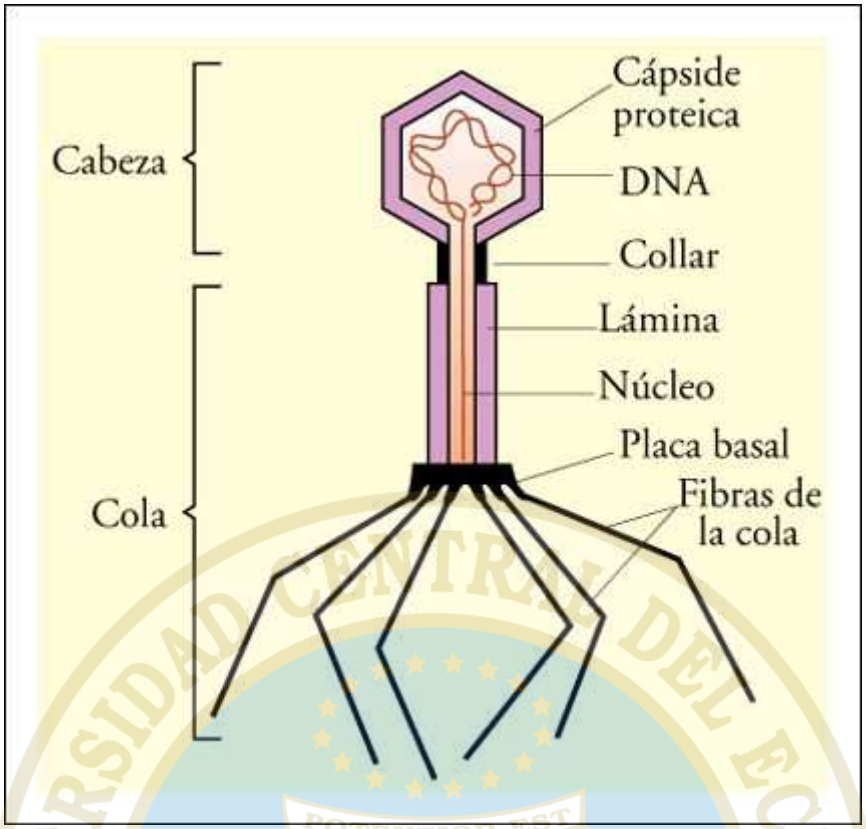


Diagrama de un bacteriófago Tpar.

Por otra parte, los avances de la biología molecular, aportaron nuevas herramientas para la clasificación de los virus, según las características de sus genomas. El genoma de los virus puede estar constituido por DNA o RNA de cadena simple o doble. Las proteínas de la cápside pueden tomar distintas formas. La cápside puede estar rodeada por capas adicionales o tener otras estructuras proteínicas complejas unidas a ella. Algunos virus poseen, además, una envoltura lipídica, proveniente de la célula infectada, en la que están insertadas proteínas virales. La mayor parte de esas proteínas están glucosiladas y se denominan glucoproteínas de envoltura.

Las proteínas de la cápside o las proteínas de envoltura determinan la especificidad de un virus; una célula puede ser infectada por un virus si la proteína viral puede "encajar" en uno de los receptores específicos de la membrana celular de ese tipo de célula.

Aparentemente, todos los tipos de células, tanto procarióticas como eucarióticas, son susceptibles de infección por virus específicos capaces de establecer una interacción con sus receptores de membrana.

En algunas infecciones virales, la cubierta proteínica queda fuera de la célula, mientras que el ácido nucleico entra al citoplasma. En otras, el virus intacto entra a la célula pero, una vez dentro, la cápside se desensambla por distintos mecanismos, liberando el ácido nucleico viral. Luego, el genoma viral comienza a transcribirse y a replicarse y forma nuevas partículas virales. La estrategia que utilizan los virus para multiplicarse varía de acuerdo al tipo de virus, lo que determina, a su vez, el lugar dentro de la célula en que se replica y transcribe su genoma.

En los virus con genoma de DNA, el DNA del virus se replica y también se transcribe a RNA mensajero (mRNA). El mRNA codifica enzimas virales, proteínas de la cubierta viral y, en algunos casos, proteínas reguladoras que controlan la expresión del genoma de la célula hospedadora. El virus realiza sus actividades biosintéticas con el equipamiento de la célula hospedadora. Muchos virus usan enzimas del hospedador al igual que las codificadas por sus propios ácidos nucleicos; algunos fragmentan el DNA del hospedador y reciclan los nucleótidos para la síntesis del DNA viral. En la mayoría de los virus de RNA, el RNA viral se replica y actúa directamente como mRNA. Otros en cambio, llevan en la partícula viral una enzima propia que les permite sintetizar los mRNA, usando como molde el RNA genómico, ya que éste no puede funcionar como mensajero.

En otro tipo de virus de RNA, el RNA viral se transcribe a DNA a partir del cual se transcribe luego el mRNA. Este fenómeno de transcripción inversa es característico de los retrovirus, tanto de los que causan cáncer, como del virus HIV, responsable del SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida).

Las partículas virales se ensamblan dentro de la célula hospedadora. Los virus recién formados surgen como brotes en porciones de la membrana de la célula hospedadora que contienen las proteínas virales y, al hacerlo, quedan envueltos por fragmentos de ella.

Cuando se ha completado el ensamble de partículas virales, éstas se desprenden de la célula hospedadora, a menudo provocando la lisis de su membrana en el proceso. Cada nueva partícula viral es capaz de comenzar un nuevo ciclo de infección en una célula no infectada.

El estudio del origen y de la evolución de los virus se ve dificultado por la falta de restos fósiles. Los síntomas de enfermedades virales que conocemos actualmente pueden ser rastreados sólo hacia el comienzo de los registros de la historia humana.

Para realizar estudios comparativos, sólo disponemos de virus aislados hace no más de 80 años. Por lo tanto, para elaborar una hipótesis sobre el origen de los virus, solo podemos hacer extrapolaciones hacia atrás, basándonos en el estudio detallado de las características de los virus actuales.

Existen tres teorías principales que explicarían el origen de los virus. Una de ellas, la teoría regresiva, propone a los virus como formas degeneradas de parásitos intracelulares. Otra teoría postula que los virus se habrían originado a partir de componentes celulares normales (DNA o RNA) que habrían adquirido la capacidad de replicarse en forma autónoma y de evolucionar independientemente.

La tercera teoría se relaciona con la hipótesis de un mundo prebiótico basado en RNA.

Han sido aislados e identificados otros agentes infecciosos aun más simples que los virus: los viroides (pequeñas moléculas de RNA sin proteínas asociadas) y los priones. Los viroides son el agente causal de ciertas enfermedades de las plantas y los priones transmiten enfermedades neurodegenerativas llamadas encefalopatías espongiformes. No se conocen los mecanismos por los cuales los viroides ejercen sus efectos patogénicos, pero una hipótesis sugiere que estos elementos interfieren con la regulación génica de las células infectadas.

Cómo causan enfermedad los microorganismos

La mayoría de las veces, los microorganismos potencialmente patógenos viven dentro de los organismos hospedadores sin que aparentemente causen efecto alguno. El éxito evolutivo se mide en términos de progenie que sobrevive. Un microorganismo que destruye a su hospedador antes de reproducirse y dispersar su progenie a nuevos hospedadores tiene menos probabilidad de ser exitoso, según el criterio evolutivo, que uno que mantiene una larga y confortable relación con su protector. Así, la enfermedad puede ser el resultado de un cambio repentino en el microorganismo, en el hospedador o en la relación.

Los efectos patógenos de los microbios son producidos por diversos mecanismos. Los virus penetran en tipos particulares de células y, a menudo, las destruyen. Las bacterias también pueden producir lisis celular. Para el hospedador, las consecuencias de una infección dependen de varios factores. Uno de ellos es la invasividad del patógeno, es decir, su habilidad para multiplicarse dentro del cuerpo del hospedador. Sin embargo, los síntomas de la enfermedad, a menudo, no son causados por la acción directa de los patógenos, sino por toxinas o venenos producidos por ellos. El factor que interviene, entonces, es la toxigenicidad. Existen dos tipos de toxinas: las endotoxinas y las exotoxinas.

Las endotoxinas son lipopolisacáridos asociados con la membrana externa de las bacterias gram-negativas; su toxicidad reside en su parte lipídica. Cuando la bacteria muere (se lisa), estos lípidos se unen a las células del sistema inmunitario y causan fiebre y otros síntomas que denotan la infección. Salmonella y Escherichia incluyen especies que producen endotoxinas. Las exotoxinas son secretadas al medio por las bacterias. Entre las bacterias que producen exotoxinas se encuentran las que causan el tétano (Clostridium tetani), el botulismo (Clostridium botulinum) y el cólera (Vibrio Cholerae).

Algunas enfermedades son el resultado de la reacción del cuerpo al patógeno. En la neumonía, causada por el Streptococcus pneumoniae, la infección provoca una sobreproducción de líquido y de células en los sacos aéreos de los pulmones, que interfiere con el proceso respiratorio. Los síntomas de las infecciones por hongos en la piel resultan análogamente de respuestas inflamatorias.

Un solo agente puede causar distintas enfermedades. Las infecciones en la piel por Streptococcus pyogenes causa el impétigo mientras que en la garganta causan la faringitis estreptocócica. La escarlatina es el resultado de la infección en la garganta con cepas que producen toxinas (como resultado de la acción de un bacteriófago).

Inversamente, muchos agentes distintos pueden causar los mismos síntomas: el "resfrío común" puede ser el resultado de una infección provocada por un gran número de virus, así como la pneumonía puede tener varios agentes causales distintos (virales y bacterianos).

Muchas enfermedades infecciosas, tanto bacterianas como virales, pueden ser evitadas por inmunización. El uso de las vacunas, por ejemplo, ha permitido prácticamente erradicar ciertas enfermedades, como la poliomielitis, que causaban estragos en otras épocas.

Las bacterias son sensibles a drogas antimicrobianas como los antibióticos; entre ellos, el más conocido es la penicilina. Las drogas antimicrobianas hicieron posible no sólo el tratamiento de heridas de guerra y de enfermedades infecciosas comunes, sino también el uso generalizado y, a menudo, salvador de vidas de la cirugía mayor. Por otra parte, la búsqueda de antivirales se orienta al desarrollo de drogas que impidan la entrada del virus a la célula o que bloqueen el ciclo de

replicación viral en alguna de sus etapas, ya sea la síntesis de nuevos genomas o la formación de nuevas partículas virales.



Capítulo 28. Los protistas

El reino Protista comprende una enorme variedad de organismos eucarióticos , principalmente unicelulares, y además, algunas formas multicelulares. Un factor principal en la evolución de los eucariotas puede haber sido el establecimiento de relaciones simbióticas con células procarióticas que, al ser incorporadas, finalmente se especializaron como mitocondrias y cloroplastos. En el pasado, era común considerar a los protistas fotosintéticos -las algas- como "plantas inferiores", y a los heterótrofos unicelulares -los protozoos- como "animales inferiores". Análogamente, los mohos mucilaginosos y los mohos acuáticos fueron considerados "hongos inferiores". Sin embargo, en la actualidad resulta cada vez más evidente que, exceptuando las algas verdes de las cuales se originaron las plantas, los protistas actuales representan linajes que no están íntimamente relacionados con aquellos que originaron a los miembros de los tres reinos multicelulares. Así, los términos "algas" y "protozoos" fueron abandonados como términos formales en la clasificación moderna; sin embargo, persisten como términos informales.

Los protistas representan varios linajes filogenéticos bastante distintos. Informalmente pueden ser agrupados en autótrofos fotosintéticos (algas), unicelulares autótrofos y/o heterótrofos (euglenidos y dinoflagelados), heterótrofos multinucleados y multicelulares (mohos mucilaginosos y acuáticos) y heterótrofos unicelulares (protozoos).

Los protistas autótrofos fotosintéticos son sumamente importantes en la producción energética global. Entre las algas, las diatomeas y las crisofitas son componentes importantes del agua dulce y del fitoplancton marino.

Dentro de los protistas hay grupos unicelulares flagelados que pueden incluir organismos fotosintéticos, otros heterotróficos y algunos pueden incluir las dos formas de vida. Entre ellos, los dinoflagelados se caracterizan por poseer dos flagelos que baten en planos diferentes, haciendo que el organismo gire; los dinoflagelados habitualmente tienen paredes de celulosa rígidas, de conformación extravagante. Muchos de ellos son marinos, algunos son bioluminiscentes y otros producen la conocida marea roja. Los euglenoideos -o euglenofitos- son un grupo extremadamente numeroso que se encuentra principalmente en agua dulce pero también los hay marinos, de aguas salobres y parásitos.

Los mohos mucilaginosos son organismos heterótrofos y ameboides. Estos mohos se reproducen por la formación de esporas . Hay dos grupos principales, los mixomicetes -o mohos mucilaginosos plasmodiales, que son cenocíticos durante las etapas no reproductivas- y los acrasiomicetes -o mohos mucilaginosos celulares, en

los cuales las células ameboides agrupadas retienen su identidad individual-. Los mohos acuáticos -u oomicetes- son heterótrofos cenocíticos que superficialmente se asemejan a hongos. Se reproducen tanto asexual como sexualmente, sólo las esporas son flageladas y todos presentan oogamia.

Se piensa que los protistas heterótrofos unicelulares -o protozoos- han evolucionado de antecesores flagelados no fotosintéticos. Entre los protozoos se encuentran algunas de las células más grandes conocidas y también las más complejas. Tres grupos, los mastigóforos -o flagelados-, los sarcodinos -o ameboides- y los cilióforos -o ciliados- incluyen tanto especies de vida libre como parásitas y sus miembros pueden identificarse sobre la base de sus estructuras locomotoras. Los opalínidos y los esporozoos, en cambio, contienen sólo formas parásitas.

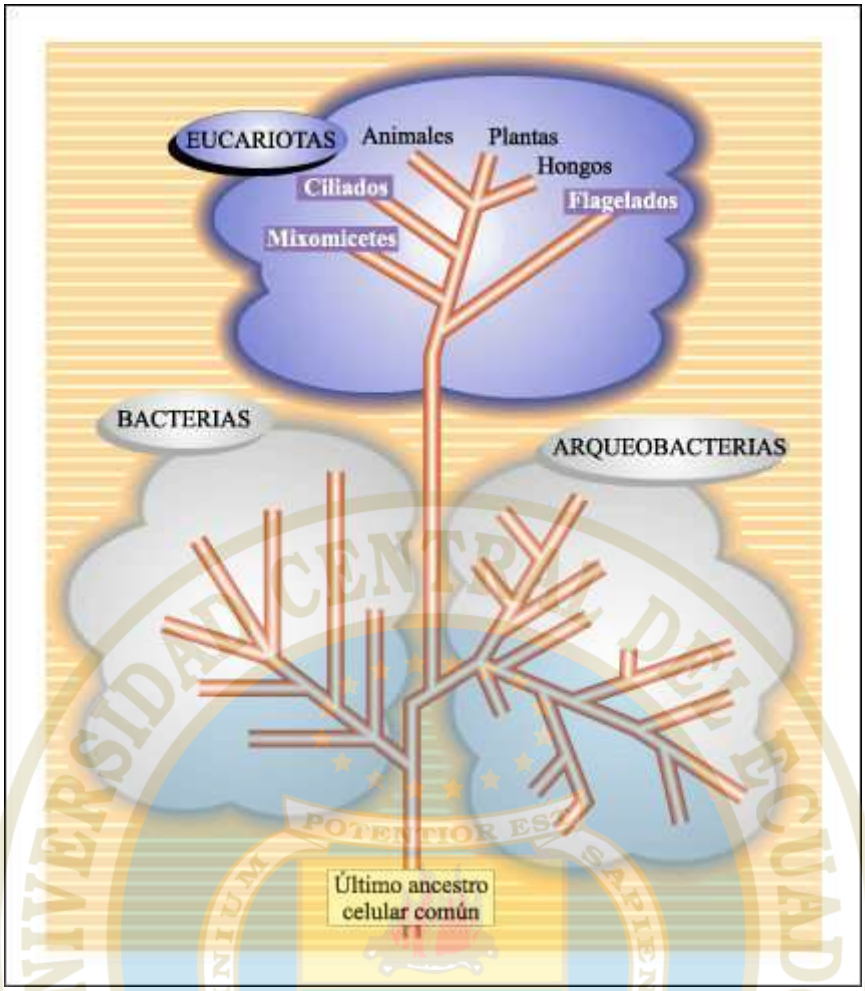
Los protistas exhiben una variedad de respuestas por las que se desplazan frente a distintos estímulos ambientales.

Clasificación de los protistas

Desde el siglo XIX, la palabra protista remite a organismos unicelulares. Sobre esta base, diferentes autores consideraron absurdo designar a las grandes algas marinas como protistas, ya que éstas no son unicelulares ni tienen un tamaño reducido y prefirieron denominar a este reino Protoctista. Si bien esta denominación resulta más correcta, ya que no implica una limitación en el número de células ni en el tamaño, lo cierto es que, en la práctica, es muy poco utilizada.

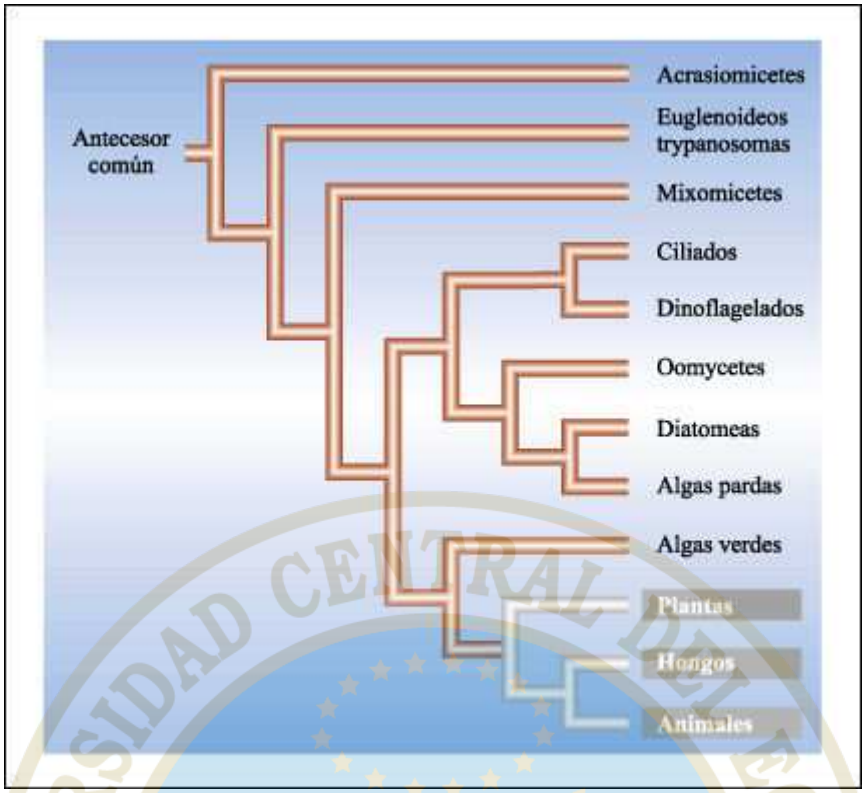
Así como la denominación de este grupo es conflictiva, no lo es menos su clasificación. En los últimos tiempos, la clasificación de los protistas -así como la de los procariotas - ha sufrido una considerable reestructuración a medida que la microscopía electrónica y las modernas técnicas moleculares y bioquímicas fueron aportando una enorme cantidad de nueva información acerca de ellos. Esto provocó una revolución en las antiguas clasificaciones, comparable a la ocurrida en la biodiversidad animal y vegetal durante los siglos XVIII y XIX.

Cuestiones tales como el número de divisiones o phyla que constituyen el reino, las relaciones entre las varias divisiones y los phyla, la ubicación correcta de determinadas especies y los criterios que deben usarse para decidir al respecto son aún tópicos de discusión y de encendida controversia. En la actualidad, no existe una clasificación completa del reino protista que sea ampliamente aceptada por los biólogos que estudian estos organismos.



Esquema global de las relaciones evolutivas de los seres vivos.

Cabe recordar que los árboles como el de la figura anterior son hipótesis y que, en la actualidad, se construyen a través de técnicas que comparan secuencias de subunidades de rRNA. En este árbol se muestran, en forma simplificada, sólo algunos representantes del reino Protista debido a que no hay -al menos hasta el momento- un único árbol que refleje las relaciones entre todos los miembros que conforman este grupo.



Posibles relaciones filogenéticas simplificadas entre los principales grupos de protistas.

Autótrofos fotosintéticos

A los autótrofos fotosintéticos, con fines prácticos, se los denominan algas. Las algas, en general, tienen una estructura relativamente simple; pueden ser unicelulares, un filamento de células, una placa de células o un cuerpo sólido que puede comenzar a aproximarse a la complejidad del cuerpo de una planta.

Las protistas unicelulares se encuentran habitualmente flotando cerca de la superficie de océanos y aguas continentales, donde abunda la luz.

La mayoría de las algas multicelulares presentan adaptaciones que les permiten vivir en aguas poco profundas a lo largo de las costas, donde se acumulan habitualmente muchos nutrientes pero, las condiciones de vida son difíciles. Bajo estas presiones, distintos grupos explotaron determinadas áreas a lo largo de las líneas de marea, dando como resultado una zonación de formas de vidas diferentes, características en muchas áreas costeras.

Las algas varían mucho en sus características bioquímicas, especialmente en los pigmentos, la naturaleza de las reservas alimenticias, los componentes de la pared celular y en el número y posición de sus flagelos (cuando los tienen). Típicamente, las paredes celulares de las algas tienen una matriz de celulosa, pero algunas tienen otros polisacáridos que les dan una consistencia mucilaginosa.

En un principio, los nombres de algunas divisiones de algas derivaban de los colores de los pigmentos dominantes, que enmascaran al verde brillante de las clorofilas. Al aumentar el número de las divisiones, otros caracteres fueron usados para darles su nombre. La gran variedad de pigmentos que se encuentran en los cloroplastos de las distintas divisiones de algas sugiere que antes del desarrollo de las células

eucarióticas existían diferentes tipos de procariotas productores de oxígeno. Luego, las distintas divisiones de algas podrían haber evolucionado como resultado de relaciones simbióticas con los diferentes procariotas fotosintéticos, los que posteriormente habrían originado a los actuales cloroplastos. Entre las algas se encuentra también una gran diversidad de productos de almacenamiento. La mayoría tiene reservas en forma de carbohidratos y muchas contienen lípidos.

Los ciclos de vida de las algas son extremadamente variados pero todas, con excepción de las algas rojas, presentan células móviles flageladas, al menos en una etapa de su ciclo de vida.

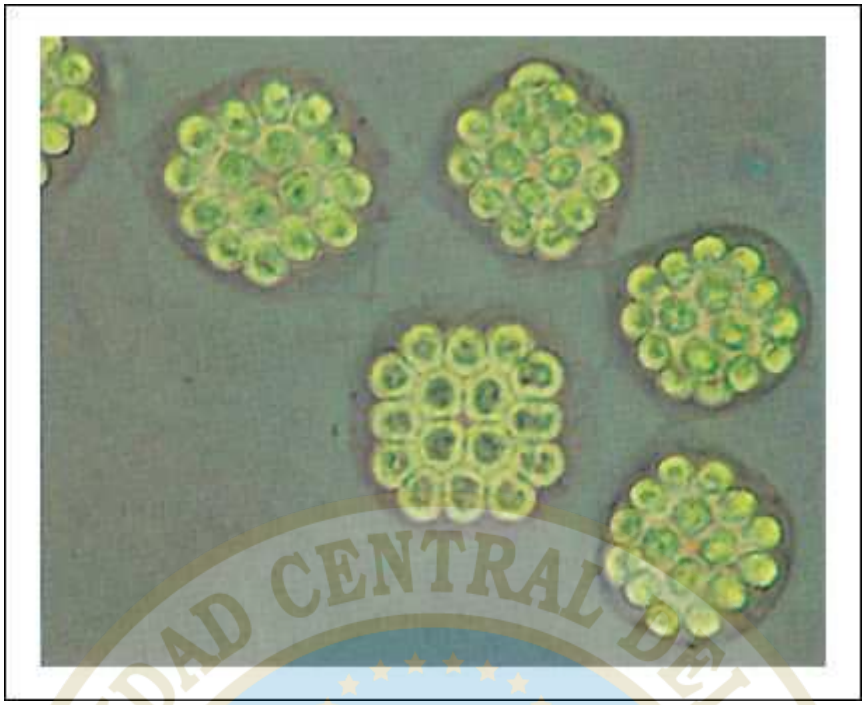
Las algas no constituyen un grupo natural dentro de los protistas sino que son un grupo polifilético.



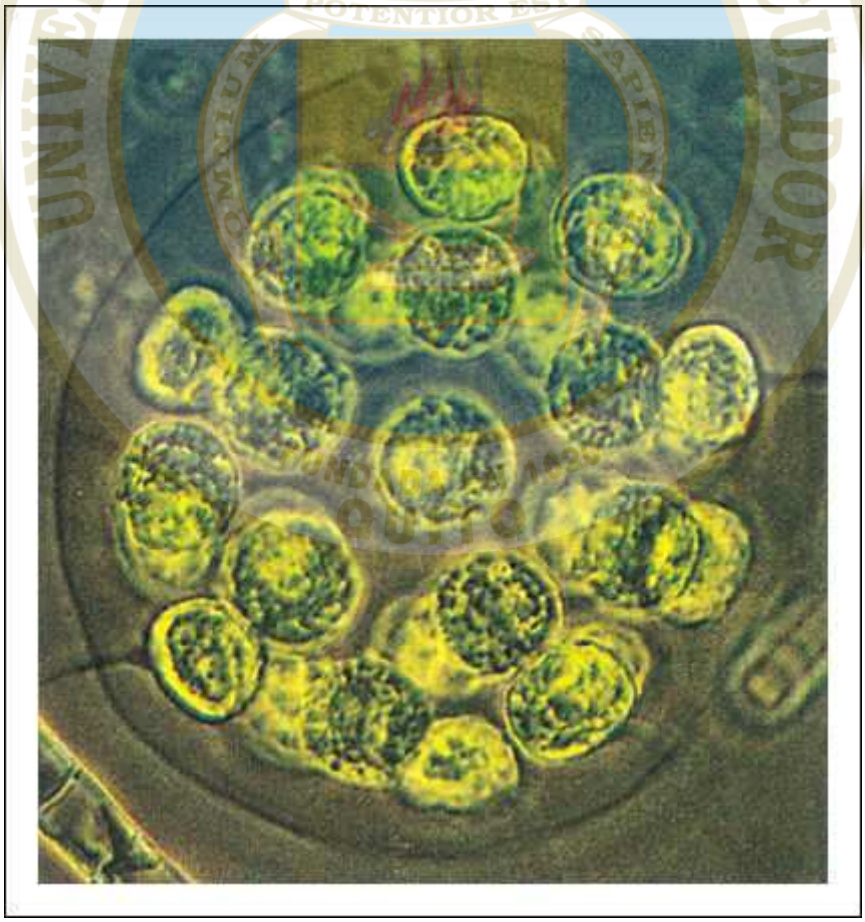
Diatomeas.

a) Visión lateral que muestra la valva pennada característica, con dibujos intrincados. b) Vista desde arriba y de costado de una valva céntrica. Nótese que una célula se está dividiendo. Cada célula nueva recibirá una de las valvas y producirá la otra.

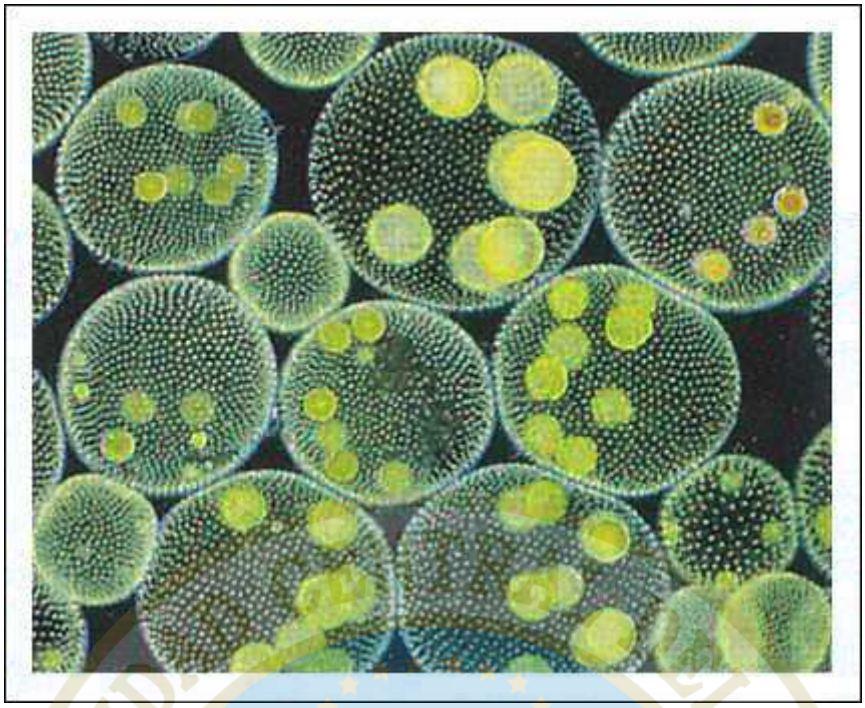
Las algas verdes interesan particularmente a los estudiosos de la evolución no sólo por sus relaciones con las plantas sino también por la amplia gama de complejidad que exhiben, ya que es un grupo que contiene organismos unicelulares y multicelulares. Una forma intermedia entre las formas unicelulares y las multicelulares está constituida por células individuales que se asocian en colonias. Las colonias difieren de los organismos multicelulares auténticos en que las células individuales preservan un alto grado de independencia. Frecuentemente están conectadas por cordones citoplasmáticos que unifican la colonia en grado tal que puede ser considerada como un sólo organismo. El ejemplo clásico de complejidad creciente entre los organismos que forman colonias se puede ver dentro del grupo de las volvocales. Dentro de ellas, la formación de colonias móviles está basada en la cohesión de células análogas a Chlamydomonas.



Volvocales: Gonium. Cada colonia está compuesta por una placa de células semejantes a Chlamydomonas, relacionadas por una matriz gelatinosa.



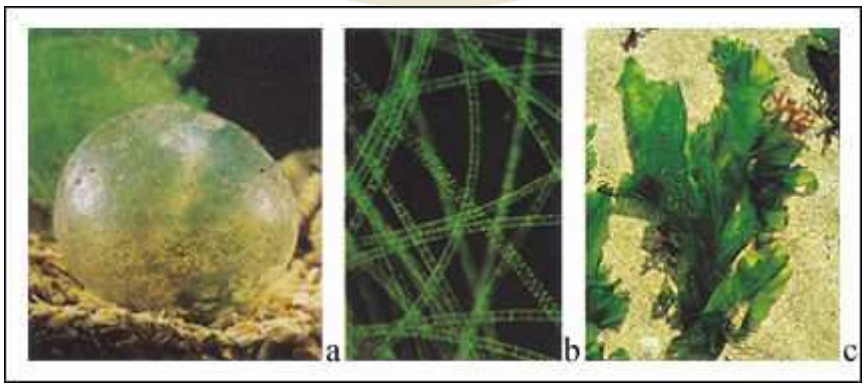
Pandorina, las células individuales forman una colonia en forma de huevo.



Volvox, cada colonia está constituida por centenares o miles (dependiendo de la especie) de células biflageladas, de color verde brillante, unidas entre sí por delgadas hebras de citoplasma.

Cada colonia de la figura anterior forma una esfera hueca que gira en el agua como resultado del batir coordinado de los flagelos. Las colonias hijas se forman dentro de la colonia madre; varias de ellas son visibles en esta fotomicrografía. Si se comparan los géneros Chlamydomonas, Gonium, Pandorina y Volvox, se puede observar una progresión continua en tamaño y complejidad, y también una tendencia hacia la especialización de las funciones. Sin embargo, este grupo particular representa un "callejón sin salida" evolutivo, puesto que no ha originado a un grupo más complejo de organismos.Otro tipo de forma de vida intermedia resulta luego de repetidas divisiones nucleares que no son acompañadas de una división correspondiente del citoplasma y la formación de paredes celulares.

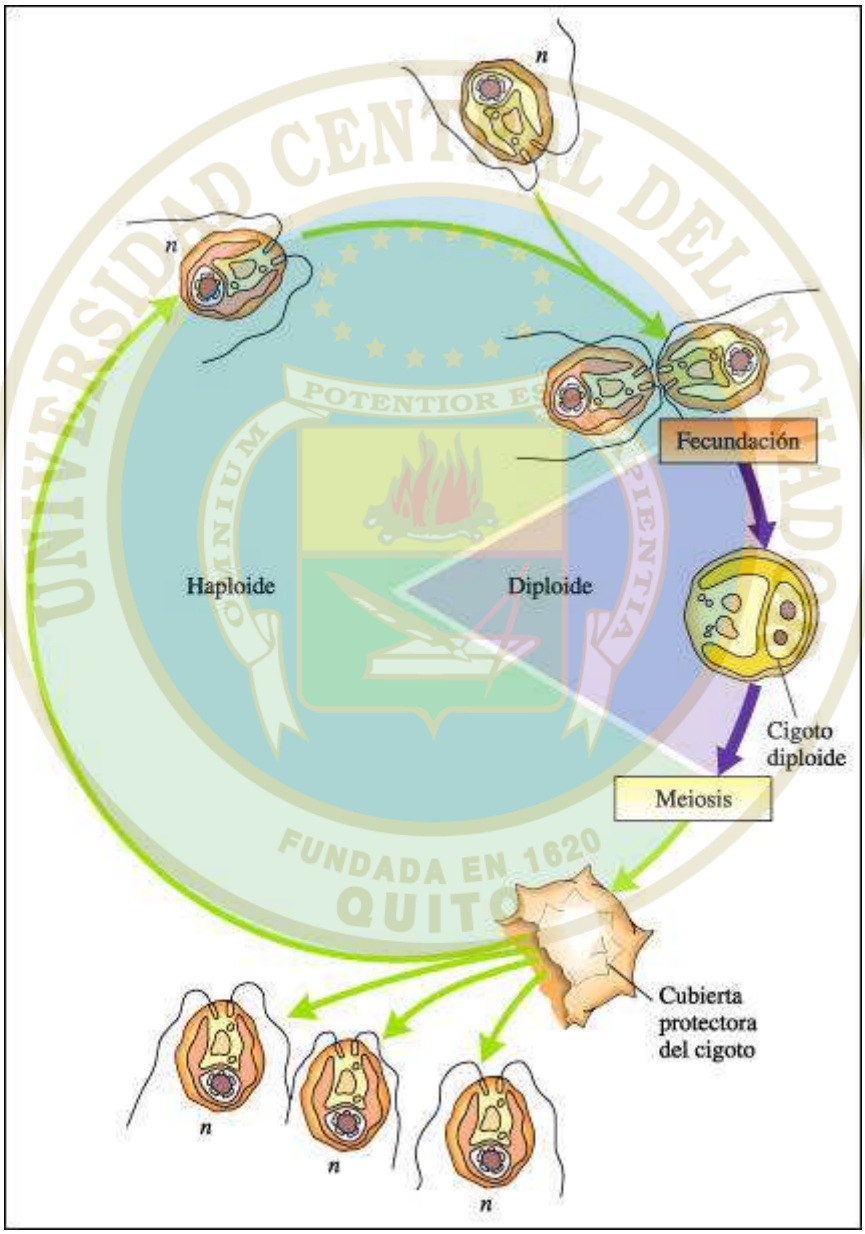
Un organismo entero, como Valonia, puede parecer unicelular pero, de hecho, consiste en muchos núcleos dentro de un citoplasma común. Este tipo de organización multinucleada no es genuinamente ni unicelular ni multicelular, sino que se conoce como cenocítica.



Las clorofitas incluyen una variedad de organismos multinucleados y multicelulares además de las formas de las colonias.

a) Valonia , un alga verde cenocítica, aproximadamente del tamaño de un huevo de gallina, contiene muchos núcleos, pero no tiene particiones que los separen. Es común en las aguas tropicales. b) Spirogyra es un alga de agua dulce en la cual las células se alargan y luego se dividen por paredes transversales, de modo que pueden mantenerse juntas en filamentos largos y finos. Los cloroplastos forman hélices que parecen bandas de cinta verde dentro de cada célula. c) Ulva o lechuga de mar, es un alga marina en la cual las células se dividen tanto longitudinal como lateralmente, con una sola división en el tercer plano, produciendo un talo ancho.

Entre las algas verdes se observa una variedad de diferentes ciclos de vida. Chlamydomonas es unicelular haploide y se reproduce asexualmente.

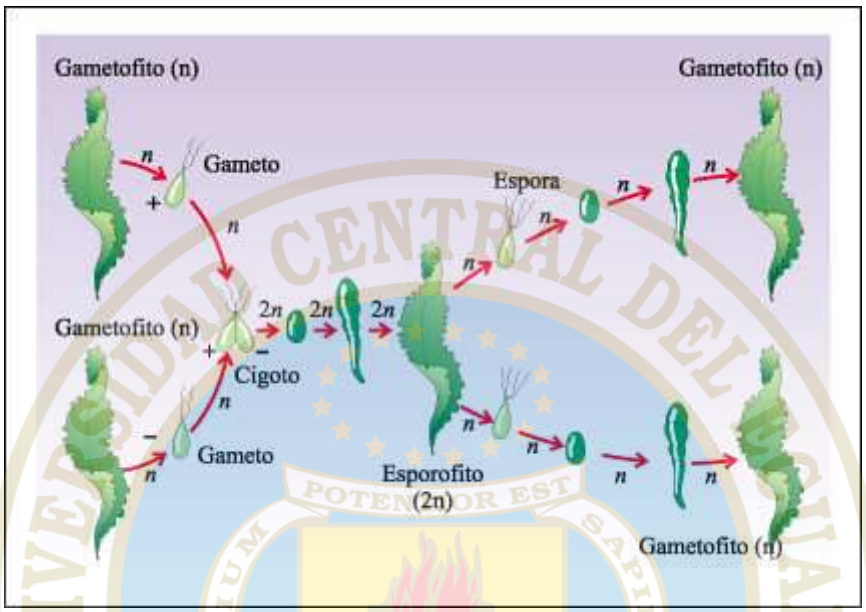


El ciclo vital de Chlamydomonas.

El organismo es haploide durante la mayor parte de su vida. La fecundación se produce por la unión de dos células fecundantes de cepas diferentes y da origen a un cigoto diploide. El cigoto produce una cubierta gruesa que le permite

permanecer latente durante condiciones rigurosas. Después de este período de latencia, el cigoto se divide por meiosis, formando cuatro células haploides. Cada célula haploide puede reproducirse asexualmente (por mitosis) para formar más células haploides o, en condiciones ambientales adversas, las células haploides de una línea fecundante particular pueden fusionarse con células de un tipo opuesto, iniciándose así otro ciclo sexual.

Un ciclo de vida más complejo, caracterizado por la alternancia de generaciones, se encuentra en algunas algas verdes multicelulares, así como en todas las plantas.



Ciclo de vida de la lechuga de mar.

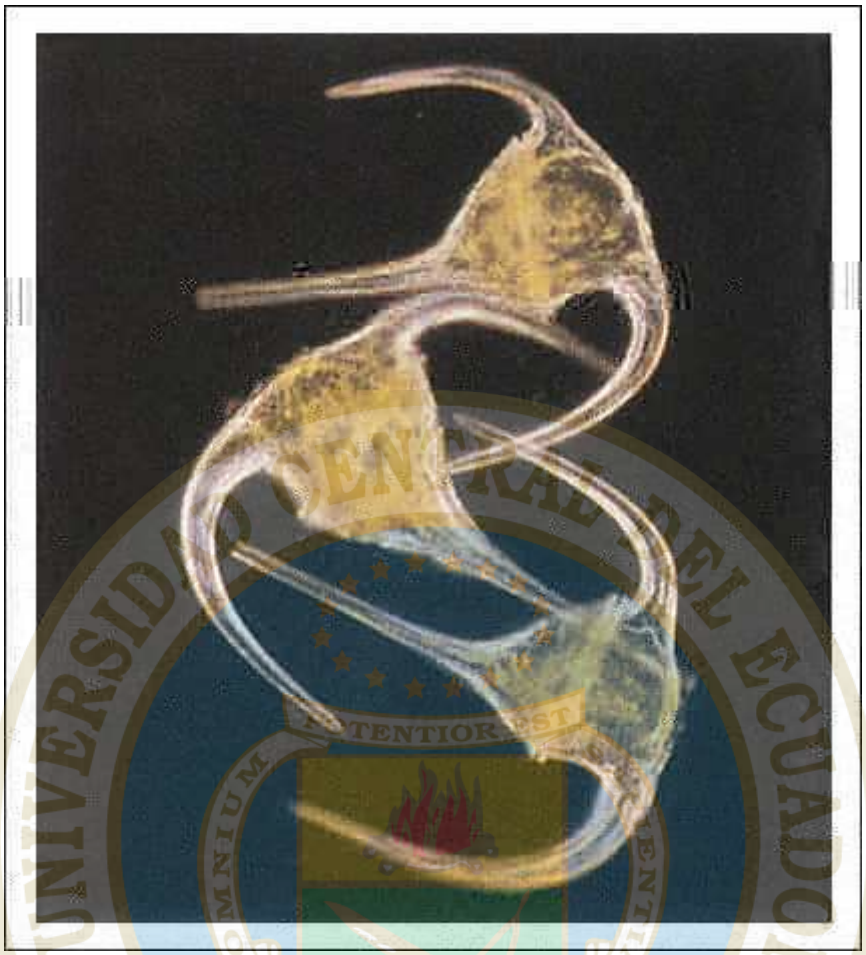
La lechuga de mar, Ulva, presenta alternancia de generaciones en su ciclo de vida, donde en una generación produce esporas y en la otra gametos. El gametofito haploide (n) produce isogametos haploides que se fusionan y forma el cigoto diploide (2n). El esporofito, cuerpo multinucleado formado por células diploides, se desarrolla a partir del cigoto. Este produce esporas haploides por meiosis, las cuales producen gametofitos haploides, y el ciclo comienza nuevamente.

Protistas que presentan especies autótrofas y heterótrofas

Durante los dos últimos siglos se presentaron dificultades a la hora de clasificar organismos con características intermedias entre plantas y animales, tales como movilidad, capacidad de realizar fotosíntesis y heterotrofia. Organismos como los coanoflagelados, dinoflagelados y euglenoides, indistintamente, fueron tratados como algas o como protozoos o, lo que es peor aun, como ambos a la vez. Esto ha conducido a grandes problemas de nomenclatura, que persisten hasta la actualidad.

Los dinoflagelados presentan una gran diversidad morfológica y funcional: en su mayoría son unicelulares, pero algunos forman colonias. Pueden ser fotosintéticos o heterótrofos (fagotrofos o parásitos), de vida libre o sésil y son componentes importantes del fitoplancton, tanto de aguas continentales como marinas. Muchos dinoflagelados presentan, por debajo de la membrana plasmática, vesículas que contienen placas de celulosa que le dan un aspecto rígido. El número, la forma y las

ornamentaciones de las placas se utilizan para la determinación de las especies. También hay formas "desnudas", que incluyen algunas especies parásitas.

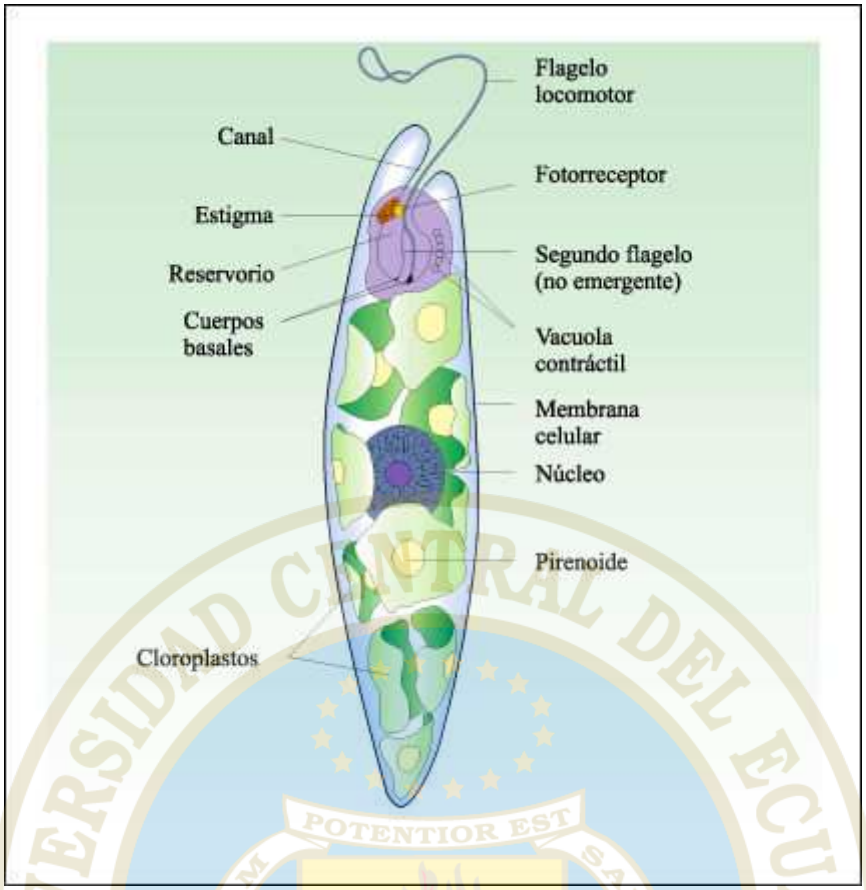


Dinoflagelados. Ceratium tripos, un dinoflagelado con placas.



Noctiluca scintillans, un dinoflagelado marino bioluminiscente. Dentro de la célula pueden verse las diatomeas pardo-amarillas que han sido ingeridas.

Los euglenoides son un importante grupo de organismos unicelulares que pueden vivir en agua dulce, salobre, marina, o en sedimentos húmedos; pueden ser fotosintetizadores, heterótrofos o parásitos; de vida libre o sésil. Reciben su nombre del género Euglena, el más conocido del grupo.



Euglena es uno de los organismos unicelulares más versátiles. Contiene numerosos cloroplastos, realiza fotosíntesis, pero también puede absorber nutrientes orgánicos del medio circundante y algunas especies pueden vivir sin luz. Euglena nada por movimiento de su flagelo locomotor.

Heterótrofos multinucleados y multicelulares

Los mohos mucilaginosos son un grupo de organismos curiosos, habitualmente clasificados con los protistas a raíz de su similitud con las amebas. Los dos grupos principales que se conocen son los plasmodiales o mixomicetes y los celulares o acraciomicetes. La mayoría de estos mohos viven en lugares húmedos, fríos y sombreados de los bosques; sin embargo, una de las especies plasmodiales comunes (Physarum cinereum) se encuentra a veces deslizándose sobre céspedes urbanos. Los mixomicetes presentan una variedad de colores.

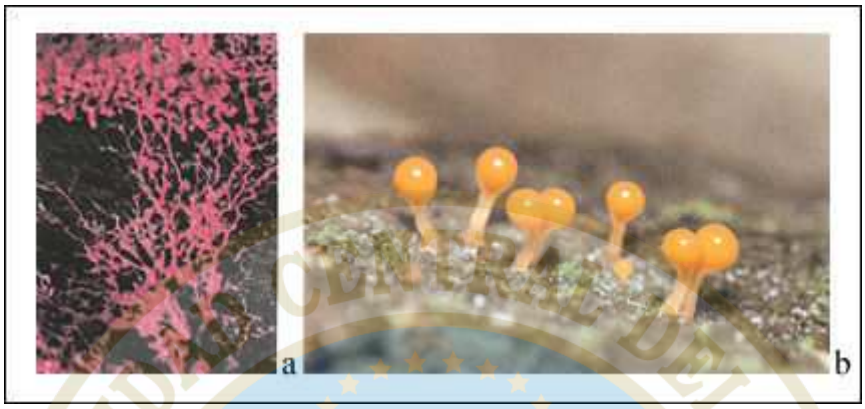
Durante los estadios no reproductivos, los mixomicetes son masas delgadas y móviles de protoplasma, que avanzan lentamente a modo de amebas.

A medida que estos plasmodios se desplazan, fagocitan bacterias, levaduras, esporas de hongos y pequeñas partículas de materia vegetal y animal en descomposición que luego digieren. Pueden crecer hasta pesar 50 gramos o más y, dado que se extienden en forma de una película delgada, pueden llegar a cubrir un área de más de un metro de diámetro.

El plasmodio es cenocítico; a medida que crece, los núcleos se dividen repetidamente y, en las etapas tempranas, sincrónicamente. Este crecimiento continúa en tanto haya una reserva de alimentos y humedad adecuada. Cuando cualquiera de éstos escasea, el plasmodio se divide en muchos montículos de

protoplasma, cada uno de los cuales produce un esporangio maduro -estructura en la cual se desarrollan las esporas-, en el ápice de un pedicelo.

En el esporangio ocurre la meiosis y los núcleos haploides individuales que se forman son rodeados por paredes celulares. Esto da lugar a esporas que germinan cuando las condiciones son favorables; cada espora produce entre una y cuatro células haploides flageladas, según la especie. Algunas de estas células se fusionan y forman un cigoto a partir del cual se desarrolla un nuevo plasmodio.



Moho mucilaginoso.

En la figura anterior se puede observar: a) Un plasmodio de un moho mucilaginoso en el que se ven múltiples núcleos. Este plasmodio puede pasar a través de un trozo de seda o de un papel de filtro y aparecer del otro lado, aparentemente sin cambio. b) esporangios de un moho mucilaginoso plasmodial sobre un tronco en descomposición.

Los mohos acuáticos son organismos cenocíticos, muchos de los cuales se asemejan a los hongos en su estructura básica. Hasta hace muy poco se los solía clasificar junto con ellos, pero sus características bioquímicas y la presencia de células reproductoras flageladas (que no existen en ninguno de los hongos) indica que representan un linaje distinto. El principal grupo son los oomicetes. Algunos autores incluyen a los oomicetes dentro de un nuevo reino denominado Stramenopila.

La mayoría de los mohos acuáticos consisten en filamentos cenocíticos conocidos como hifas. Como en los hongos, porciones de las hifas forman estructuras especializadas, los gametangios, en donde se producen las gametas. Las paredes celulares de los oomicetes, como las de muchas algas -pero a diferencia de las de los hongos- contienen celulosa. Todos los oomicetes muestran oogamia. Sin embargo, los gametos de los oomicetes no tienen flagelos y, por lo tanto, no son móviles. En la reproducción sexual, el núcleo del espermatozoide y del óvulo -cada uno de los cuales se encuentra en su propio gametangio- se fusionan y producen un cigoto.

Los oomicetes también pueden reproducirse formando esporas asexuales, cada una de las cuales lleva dos flagelos.

La mayoría de los oomicetes son saprobios, es decir, se alimentan de restos de organismos muertos. A pesar de ello, existen algunas formas parásitas que son patógenas.

Heterótrofos unicelulares

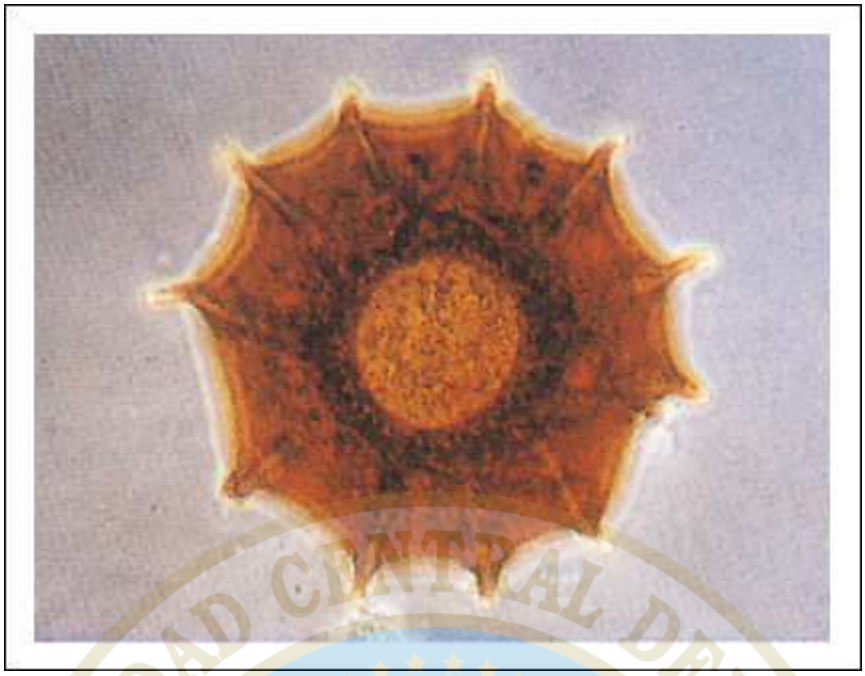
Además de los heterótrofos multinucleados y multicelulares considerados, el reino Protista incluye un gran número de heterótrotos unicelulares. Éstos son conocidos informalmente como protozoos; este grupo está constituido por cinco grupos principales. Tres de ellos contienen miembros tanto de vida libre como parásitos, y se distinguen según su modo de locomoción: los zooflagelados o mastigóforos tienen movimiento flagelar; los ameboides o sarcodinos emiten seudópodos, y los ciliados o cilióforos tienen movimientos ciliares. Existen también dos grupos parásitos; los opalínidos, que tienen movimiento flagelar y los esporozoos, en los cuales casi no existe movilidad celular.

Los protozoos habitualmente se reproducen asexualmente, por fisión binaria. Muchos también tienen ciclos sexuales que involucran meiosis y fusión de gametas que da lugar a un cigoto diploide (2n). El cigoto frecuentemente adquiere la forma de una cigospora resistente de pared gruesa, especialmente durante los períodos de sequía o frío. Los ciliados, en cambio, experimentan conjugación, en la cual se intercambian núcleos entre las células.



Cubiertas externas, o tecas, características de ciertos grupos de sarcodinos. Arcella dentata .

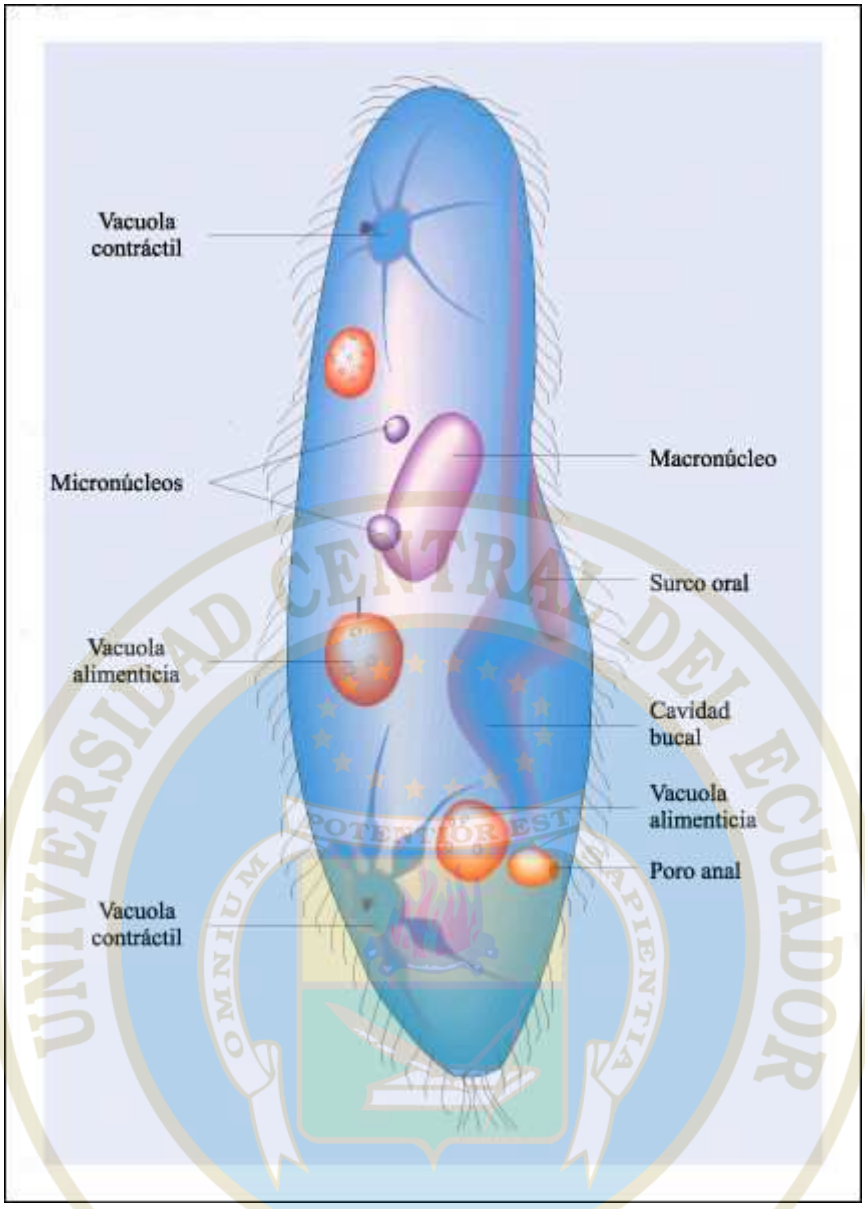
La teca brillantemente colorada de Arcelladentata consiste en un material proteico secretado por el organismo.



La cubierta de un foraminífero.

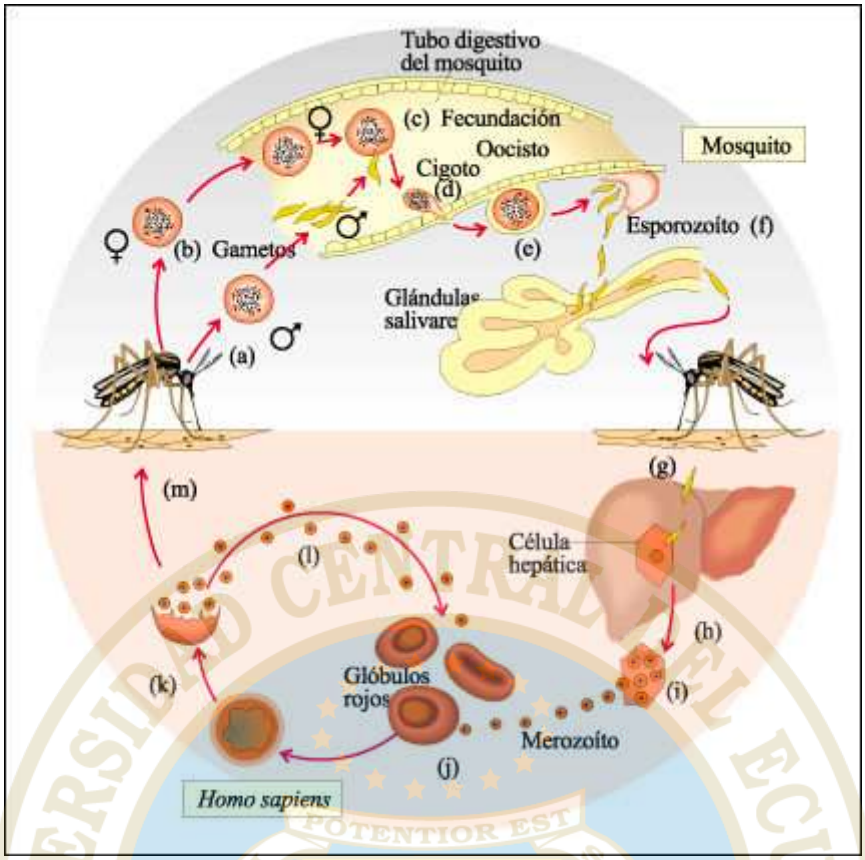
Además de las numerosas especies actuales de foraminíferos, hay aproximadamente 30.000 especies extinguidas, conocidas solamente por sus tecas fosilizadas.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
OMNIUM SCIENTIARUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO



Esquema del ciliado Paramecium.

En la figura anterior se observa un núcleo grande, el macronúcleo y uno a varios núcleos pequeños, los micronúcleos. Su cuerpo está completamente cubierto por cilios (estructura 9 + 2) aunque sólo unos pocos se muestran aquí. Como otros ciliados, Paramecium se alimenta fundamentalmente de bacterias, de microorganismos de menor tamaño y partículas de otros materiales. El batir de cilios especializados dirige las partículas a la cavidad oral donde se forman vacuolas alimenticias que entran al citoplasma. El alimento es digerido en las vacuolas y la materia no digerida que permanece en las vacuolas se elimina a través del poro anal. Las vacuolas contráctiles eliminan el exceso de agua de la célula.



Ciclo de vida de Plasmodium vivax, uno de los esporozoos que causan la malaria en los humanos.

El ciclo comienza a) cuando una hembra de mosquito Anopheles pica a una persona con malaria y, junto con la sangre, succiona gametas indiferenciadas b) del esporozoo. En el tracto digestivo del mosquito, las gametas se diferencian, se unen, c) y forman un cigoto, d). A partir de los cigotos se desarrollan estructuras multinucleadas llamadas oocistos, e) que, en unos pocos días, se dividen en miles de células fusiformes muy pequeñas, los esporozoítos, f). Éstas luego migran a las glándulas salivales del mosquito. Cuando la hembra pica a otra víctima, g), la infecta con los esporozoítos. Éstos primero entran a las células hepáticas, h), donde sufren divisiones múltiples, i). Los productos de estas divisiones (merozoítos) entran a los glóbulos rojos, j), donde nuevamente se dividen en forma repetida, k), rompen los glóbulos rojos, 1) a intervalos regulares de aproximadamente 48 horas; así, provocan episodios febriles recurrentes que son característicos de esta enfermedad. Después de un período de reproducción asexual, parte de los merozoítos se transforman en gametas indiferenciadas (m) y, si son ingeridos por un mosquito en este estadio, el ciclo comienza nuevamente.

Patrones de comportamiento de los protistas

Como hemos visto en capítulos anteriores, incluso los organismos procariotas son capaces de responder a estímulos ambientales, tales como la luz o sustancias químicas.

Los protistas fotosintéticos, como Euglena, son muy sensibles a la intensidad lumínica. Nadan hacia áreas con niveles óptimos de luz y se alejan de las áreas donde la luz es demasiado brillante. Los no fotosintéticos, como las amebas, pueden también exhibir un tipo de taxis. En el caso de respuesta a la luz se

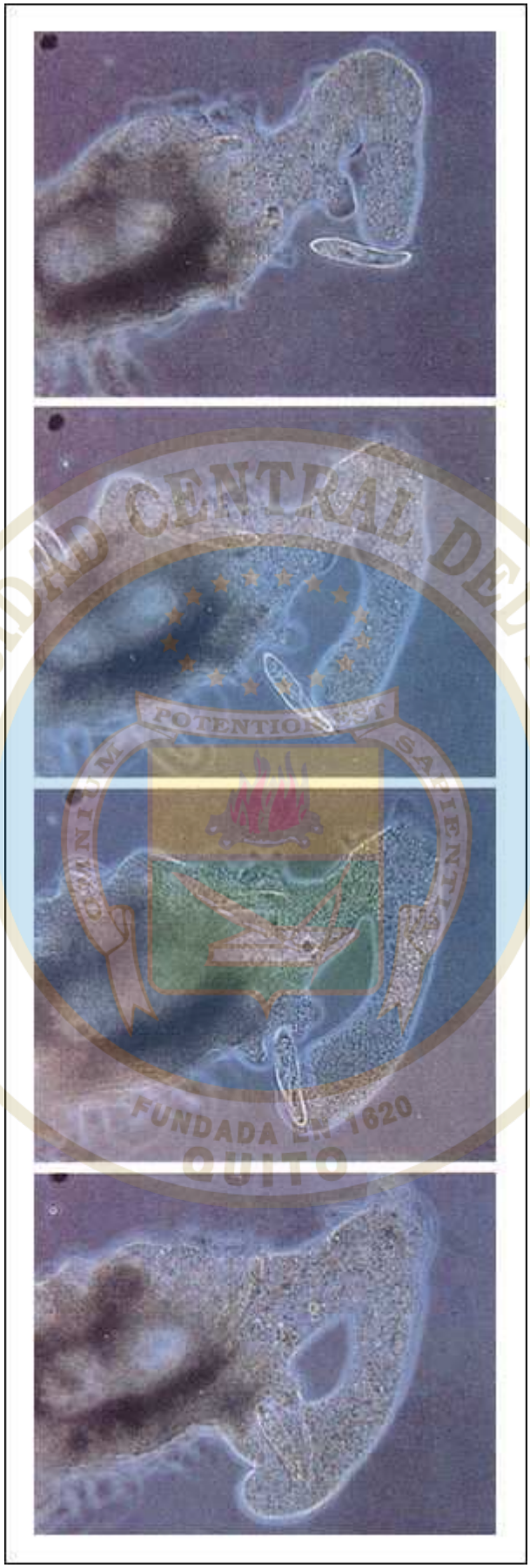
denomina fototaxis. Si un seudópodo en avance de una ameba recibe un haz puntiforme intenso de luz, éste se retrae. Si el cuerpo entero de la ameba es expuesto a luz brillante, la célula se contrae repentinamente y es posible que expulse alimento a medio digerir. Sin embargo, si no puede escapar de la luz, después de una perturbación momentánea la ameba reanuda sus actividades normales.

Por medio de este tipo de respuesta, el estímulo llega a ser ignorado y se restablece el patrón de conducta previa.

Por otra parte, cuando una ameba percibe algo comestible, una célula de un alga u otro protozoo como ella que se encuentra en su vecindad, emite un seudópodo cuya forma se ajusta específicamente a la presa.

Si ésta es pequeña y quieta, proyecta una fina extensión parecida a una pinza, si se trata de un ciliado o algo que se mueve activamente, enviará un seudópodo mucho más grueso.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO



La ameba gigante Chaos chaos capturando una presa.

El estímulo inicial producido por la presa -un Paramecium - induce la formación de seudópodos en la ameba. La ameba se mueve entonces hacia el Paramecium. Un gran seudópodo rodea al Paramecium, lo engloba y forma una vacuola.



Capítulo 29. Los hongos (fungi)

Los hongos son muy diferentes de cualquier otro grupo de organismos aunque, por ser inmóviles y poseer una pared celular , se clasificaron durante mucho tiempo junto con las plantas. En la actualidad, debido a sus características particulares, los biólogos asignan a los hongos a un reino separado. Aunque algunos hongos, incluyendo a las levaduras, son unicelulares, la mayoría de las especies están compuestas por masas de filamentos cenocíticos o multicelulares.

El reino Fungi (Hongos) incluye cuatro phyla: Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota y Basidiomycota, así como otro grupo: Deuteromycota o Fungi Imperfecti (Hongos Imperfectos). Actualmente, se los coloca principalmente dentro del phylum Ascomycota, que agrupa a todos los hongos que no tienen ciclo sexual conocido. Los criterios usados para distinguir estos grupos incluyen tanto características de su estructura básica (morfología), patrones moleculares (estudios de la secuencia de DNA) y ciertos patrones de reproducción, particularmente de reproducción sexual .

Los quitridiomicetes son los únicos miembros del reino Fungi que en alguna parte de su ciclo de vida producen células móviles. Son hongos terrestres o acuáticos, la mayoría de los cuales son saprobios o parásitos de plantas, insectos e inclusive de otros hongos.

Los zigomicetes son hongos terrestres; su reproducción sexual se caracteriza por la formación de zigosporas que se desarrollan a partir de la fusión de dosgametangios. Este mecanismo se denomina copulación gametangial. La mayoría son saprobios que viven en el suelo y se alimentan de plantas o de materia animal muerta. Algunos son parásitos de las plantas, insectos o pequeños animales del suelo.

Los zigomicetes comparten un antecesor común con el linaje que llevó a los ascomicetes y basidiomicetes. Las hifas de los ascomicetes y basidiomicetes están divididas en compartimientos por tabiques perforados, a los que se denomina septos (septum). La reproducción sexual en los ascomicetes implica siempre la formación de un asco.

Los basidiomicetes constituyen el grupo de hongos más familiar, ya que incluyen a los hongos de sombrero, conocidos en muchos países con el nombre de setas.

En los basidiomicetes, las esporas sexuales se desarrollan sobre un basidio. La seta -fructificación o basidiocarpo- es el cuerpo fructífero en dondese producen las esporas. Está compuesto por masas de hifas fuertemente compactas. El micelio, a partir del cual se producen los basidiocarpos, forma una trama difusa que puede crecer radialmente varios metros.

Los deuteromicetes u hongos imperfectos son hongos cuya reproducción sexual generalmente se desconoce. Algunos deuteromicetes son parásitos que causan enfermedades en plantas y animales. Entre estos hongos se encuentra Penicillium de gran importancia médica y económica.

Los hongos desempeñan un papel ecológico importante como descomponedores de materia orgánica. Son también parásitos de muchos tipos de organismos, particularmente plantas, en las cuales frecuentemente causan enfermedades graves e importantes pérdidas a la agricultura. Por otra parte, son de gran utilidad en la industria de la fabricación de vinos, quesos, pan, medicamentos, productos biotecnológicos y en el control biológico de plagas y enfermedades.

Los hongos participan de dos tipos adicionales de simbiosis que tienen significado ecológico: los líquenes y las micorrizas.

Los líquenes son asociaciones simbióticas de hongos y algas verdes o cianobacterias que estructural y fisiológicamente son diferentes de cualquiera de los dos organismos en su vida independiente. Son capaces de sobrevivir en condiciones ambientales adversas que ninguno de los dos organismos podría soportar viviendo en forma independiente. El liquen representa una relación simbiótica en la cual un hongo encierra células fotosintéticas y depende de ellas para su nutrición.

Las micorrizas son asociaciones entre hongos que habitan el suelo y raíces de plantas. Las asociaciones con micorrizas facilitan la captación de minerales por las raíces de la planta y proporcionan moléculas orgánicas al hongo. Se piensa que han desempeñado un papel clave en posibilitar a las plantas su transición a tierra.

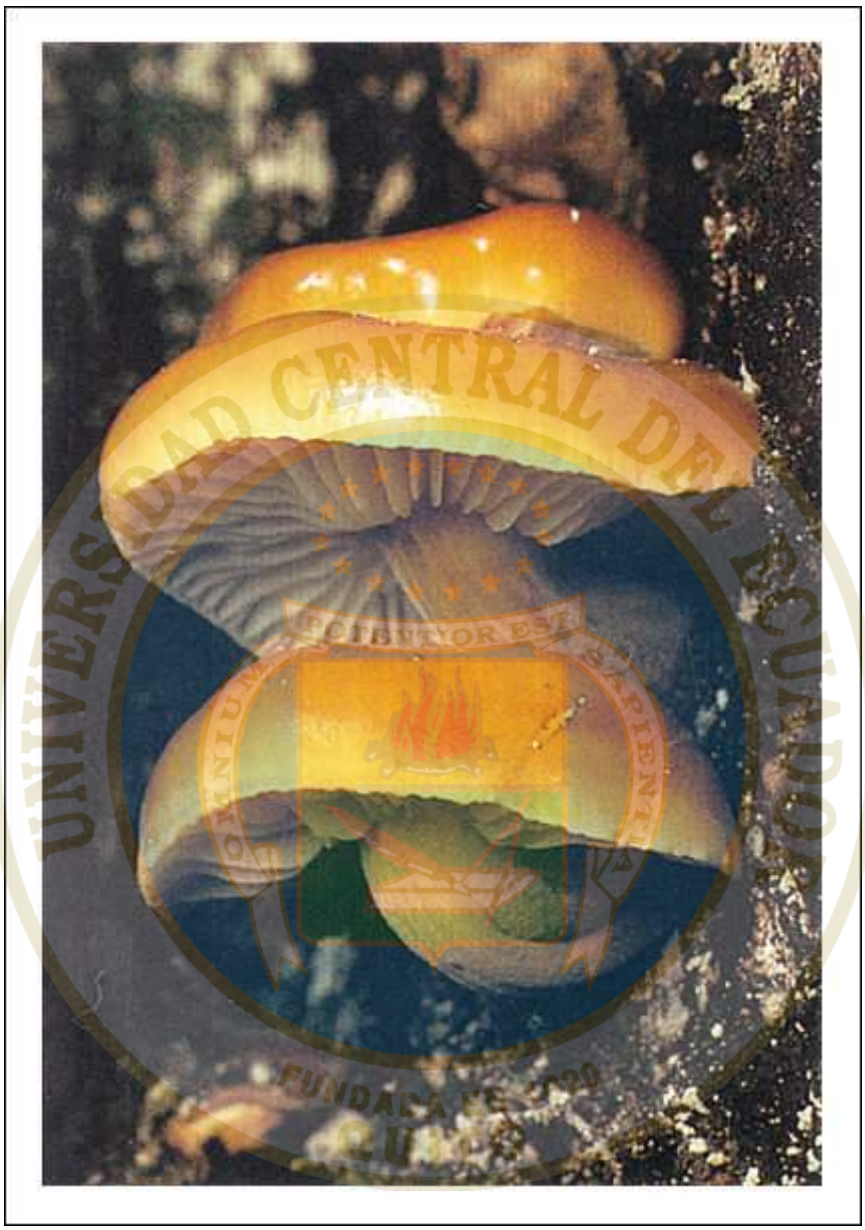
Características de los hongos

Un filamento fúngico se llama hifa y todas las hifas de un solo organismo se llaman colectivamente micelio. Las paredes de las hifas están compuestas fundamentalmente por quitina, un polisacárido que nunca se encuentra en las plantas. Sin embargo, la quitina es el componente principal del exoesqueleto de los insectos y de otros artrópodos. Además, los hongos son heterótrofos y pueden tener como sustancias de reserva al glucógeno y no al almidón.

Así, paradójicamente, los hongos se asemejan más a los animales que a las plantas. Las estructuras visibles de la mayoría de los hongos representan sólo una pequeña porción del organismo; estas estructuras, en algunos grupos son llamadas cuerpos fructíferos o fructificaciones y son hifas fuertemente compactadas, especializadas en la producción de esporas.

Un micelio se origina por la germinación de una sola espora. El crecimiento tiene la particularidad de que se produce solamente en los extremos de las hifas. Si bien los hongos son inmóviles, las esporas pueden ser llevadas a grandes distancias por el viento. El crecimiento del micelio reemplaza a la movilidad, poniendo al organismo en contacto con nuevas fuentes de alimento y con diferentes cepas de apareamiento. Obtienen alimento absorbiendo sustancias orgánicas o inorgánicas disueltas.

Generalmente, el hongo secreta enzimas digestivas sobre la fuente alimenticia y luego absorbe las moléculas resultantes más pequeñas, producto de la degradación, que son liberadas al medio. El micelio puede aparecer como una masa sobre la superficie de la fuente de alimento o puede estar oculto debajo de la superficie del sustrato.



Fructificaciones del hongo de sombrero Flamulina velutipes creciendo sobre el tronco de un árbol muerto, en el sur de Ontario, Canadá.

Los hongos, conjuntamente con las bacterias, son los descomponedores principales de la materia orgánica. Sin ellos, la materia orgánica se acumularía indefinidamente La actividad de estos organismos es tan relevante y vital para el continuo funcionamiento de los ecosistemas terrestres, como la de los productores de alimento.

Desde el punto de vista humano, algunos hongos son destructivos, atacan nuestros cultivos, nuestros productos alimenticios, nuestras plantas y animales domésticos,

nuestras viviendas, nuestra vestimenta e inclusive a nosotros mismos. Otros son esenciales para la producción de pan, queso, cerveza y vino, entre otros productos. Además, los hongos son la fuente de una gran variedad de antibióticos y otros medicamentos capaces de salvar vidas.

La mayoría de los hongos se reproducen tanto asexual como sexualmente. La reproducción asexual ocurre por la fragmentación de las hifas (por la que cada fragmento se transforma en un nuevo individuo) o bien por la producción de conidios o esporas. En algunos hongos, las esporas (esporangiosporas) se producen en esporangios que son llevados en hifas especializadas llamadas esporangióforos. Las esporas fúngicas son a menudo, pero no necesariamente, formas latentes, rodeadas de una pared dura y resistente. Al igual que las esporas de otros organismos, éstas son capaces de sobrevivir durante períodos de sequía o temperaturas extremas.

La reproducción sexual de muchos hongos implica la especialización de partes de las hifas en la formación de gametangios. Los contenidos de un gametangio, como los de un esporangio, están separados de la hifa que lo ha originado por una membrana celular y una pared celular completa, conocida como septum. La reproducción sexual puede ocurrir en distintas formas: 1) por fusión de los gametos liberados del gametangio, 2) por fusión de gametangios o 3) por fusión de hifas no especializadas.

En algunos casos, la fusión de hifas fúngicas no está seguida inmediatamente de la fusión de núcleos. Así, hay especies de hongos que pueden existir con dos o más tipos de núcleos genéticamente distintos que operan simultáneamente. Cuando esta combinación contiene dos núcleos de tipos de apareamiento complementarios, se conoce como dicarion. Los dicariones se encuentran únicamente entre los hongos y, en los basidiomicetes -grupo de hongos que producen sus esporas sexuales en basidios-, se hallan presentes en la mayor parte del ciclo de vida. La unión de los núcleos -cariogamia- es inmediatamente seguida de la meiosis lo que da lugar a cuatro esporas de origen sexual y haploides.

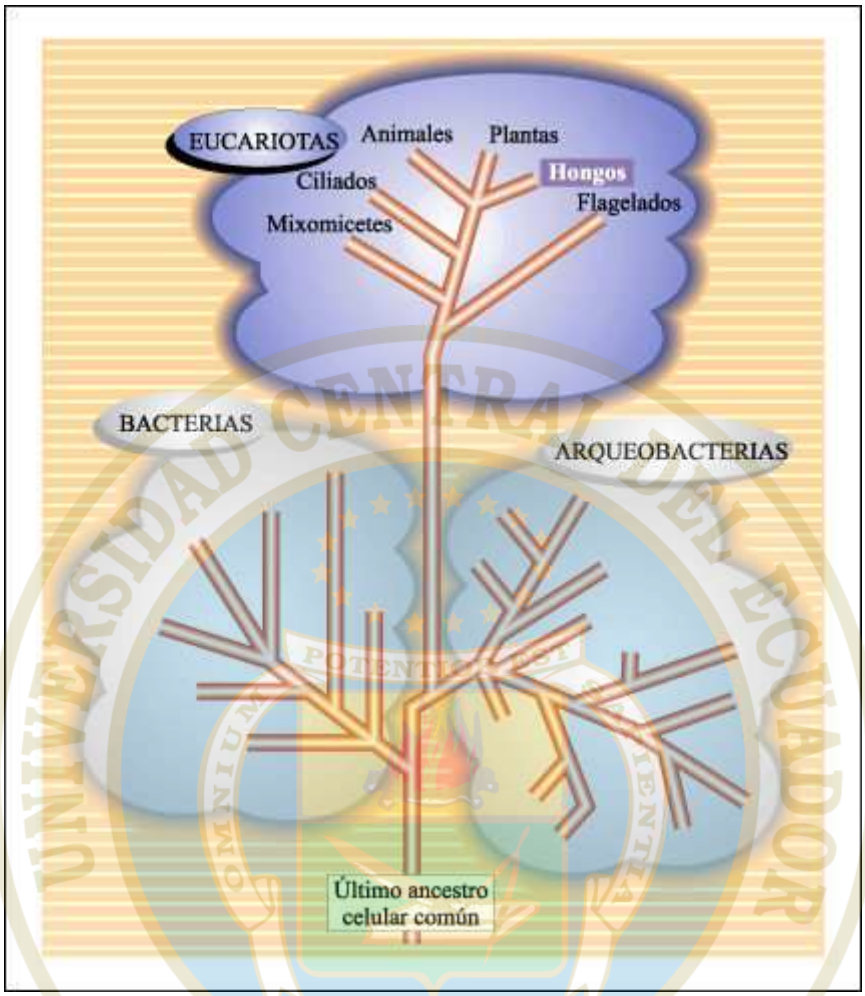
Clasificación

Los miembros del reino Fungi (Hongos) se clasifican generalmente en cuatro grupos principales o phyla: Chytridiomycota -los quitridiomicetes-, Zygomycota -los zigomicetes-, Ascomycota -los ascomicetes- y Basidiomycota -los basidiomicetes-. Un grupo adicional, los Deuteromycota -deuteromycetes u Hongos Imperfectos (Fungi Imperfecti)-, es un grupo que incluye hongos cuya reproducción sexual generalmente se desconoce, ya sea porque se ha perdido en el curso de la evolución o porque no ha sido observada. Este grupo se considera arbitrario ya que agrupa a organismos por tener en común una característica que está ausente. Este criterio no responde a una relación filogenética.

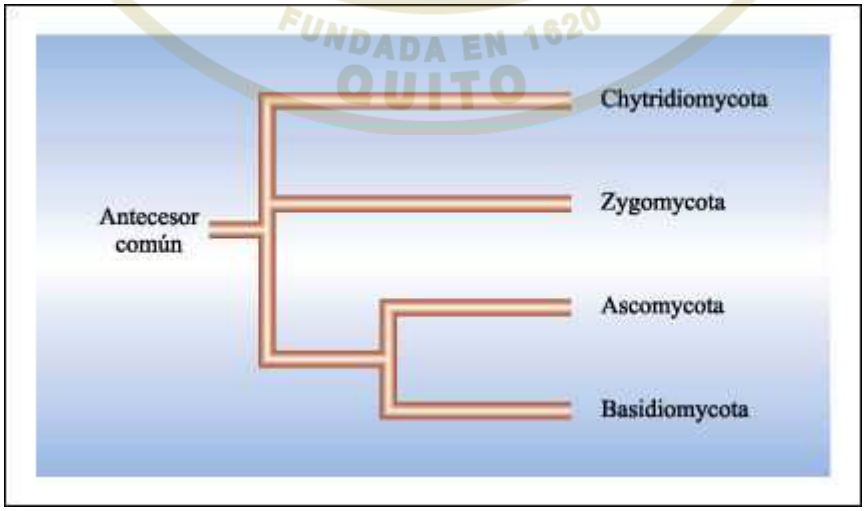
Hace un tiempo, se le había dado a este grupo la categoría de División pero, se ha dejado de utilizar ya que en la actualidad se tiende a basar la clasificación en las relaciones filogenéticas entre las especies. Aunque se han reagrupado las especies de deuteromicetes dentro de los ascomicetes o Basidiomicetes asexuales, el término "hongos imperfectos" es ampliamente utilizado.

Los antecesores de los hongos fueron probablemente organismos eucarióticos unicelulares que aparentemente carecen de contraparte viviente. Se piensa que estos organismos tienen un origen monofilético que dio tres linajes distintos; uno condujo hasta los quitridiomicetes modernos, un segundo llevó a los zigomicetes y un tercero llevó a los ascomicetes y basidiomicetes. Los oomicetes, por ser

morfológicamente semejantes a los hongos y tener nutrición por absorción, fueron considerados hasta no hace mucho como hongos; actualmente han sido incluidos en un nuevo Reino: Stramenopila. Dentro de este reino, propuesto por M. W. Dick, se incluyen a los Phyla Hyphochytriomycota y Labyrinthulomycota.



Esquema global de las relaciones evolutivas de los seres vivos.



Filogenia de los hongos.

Se piensa que estos organismos tienen un origen monofilético que dio lugar a tres linajes distintos: uno condujo hasta los quitridiomicetes modernos, un segundo llevó a los zigomicetes y un tercero llevó a los ascomicetes y basidiomicetes. Estos dos últimos grupos están más cercanamente relacionados entre sí que con respecto a los otros dos phyla del reino Fungi.

Phylum chytridiomycota: quitridiomicetes

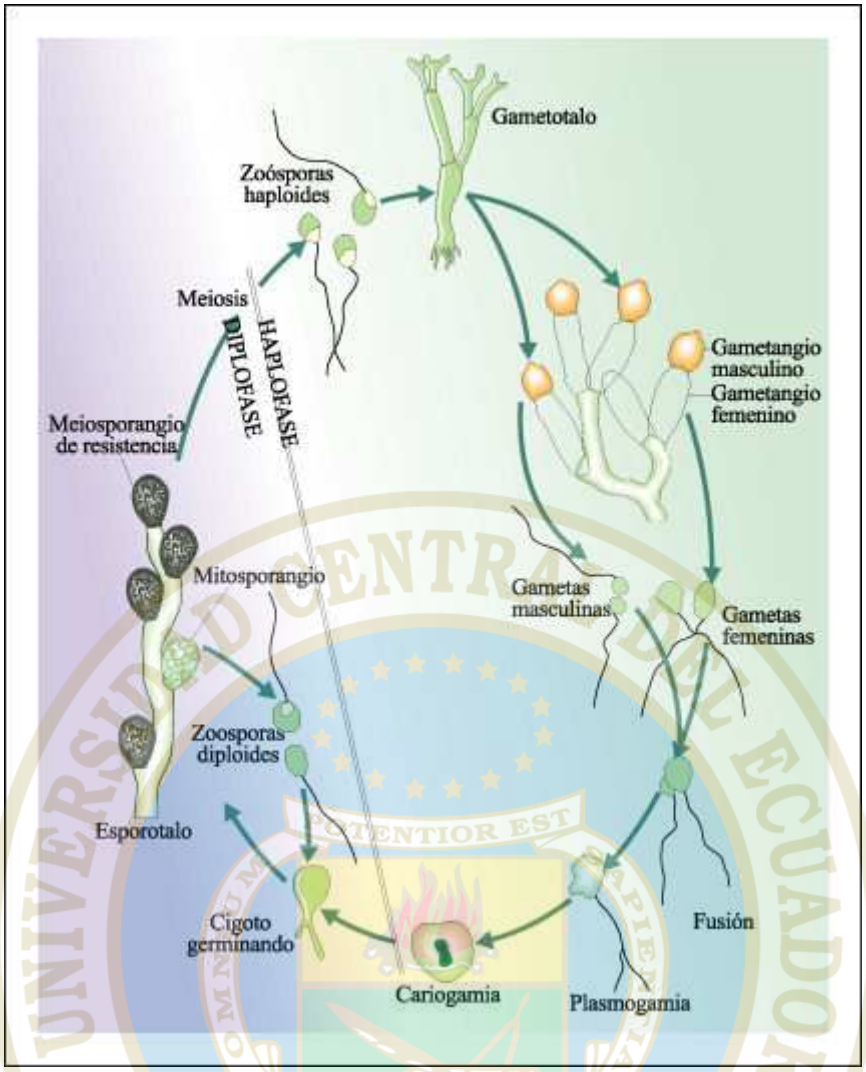
El talo de estos hongos es cenocítico y pueden formar esporas o esporangios de resistencia. Las paredes celulares de las hifas están principalmente formadas de quitina y celulosa. Algunos afectan la producción agrícola y son causantes de enfermedades.

Hay considerables diferencias dentro de los quitridiomicetes con respecto a su estructura y su reproducción sexual y asexual. Las formas morfológicamente más simples son aquellas endobióticas, es decir, aquellas que viven enteramente dentro de las células de su hospedador. Algunas especies son unicelulares, otros son pluricelulares.

Allomyces es un hongo acuático. Su ciclo de vida presenta una alternancia de generaciones entre gametotalos haploides y esporotalos diploides.

Los gametotalos producen gametangios femeninos y masculinos próximos entre sí. Ambos liberan gametas móviles. Los gametos masculinos nadan hacia los femeninos atraídos por una hormona. Luego, los gametos se fusionan y posteriormente ocurre la cariogamia. El cigoto formado luego germina dando lugar al esporotalo diploide.

El esporotalo forma dos tipos de esporangios: los mitosporangios producirán zoosporas diploides las cuales, una vez liberadas, darán al germinar un talo diploide. Los meiosporangios de resistencia, de color oscuro, darán origen, después de la meiosis, a la formación de zoosporas haploides, que al germinar producirán gametotalos.



Ciclo de vida del hongo acuático Allomyces macrogynus..

Phylum zygomycota: zigomicetes

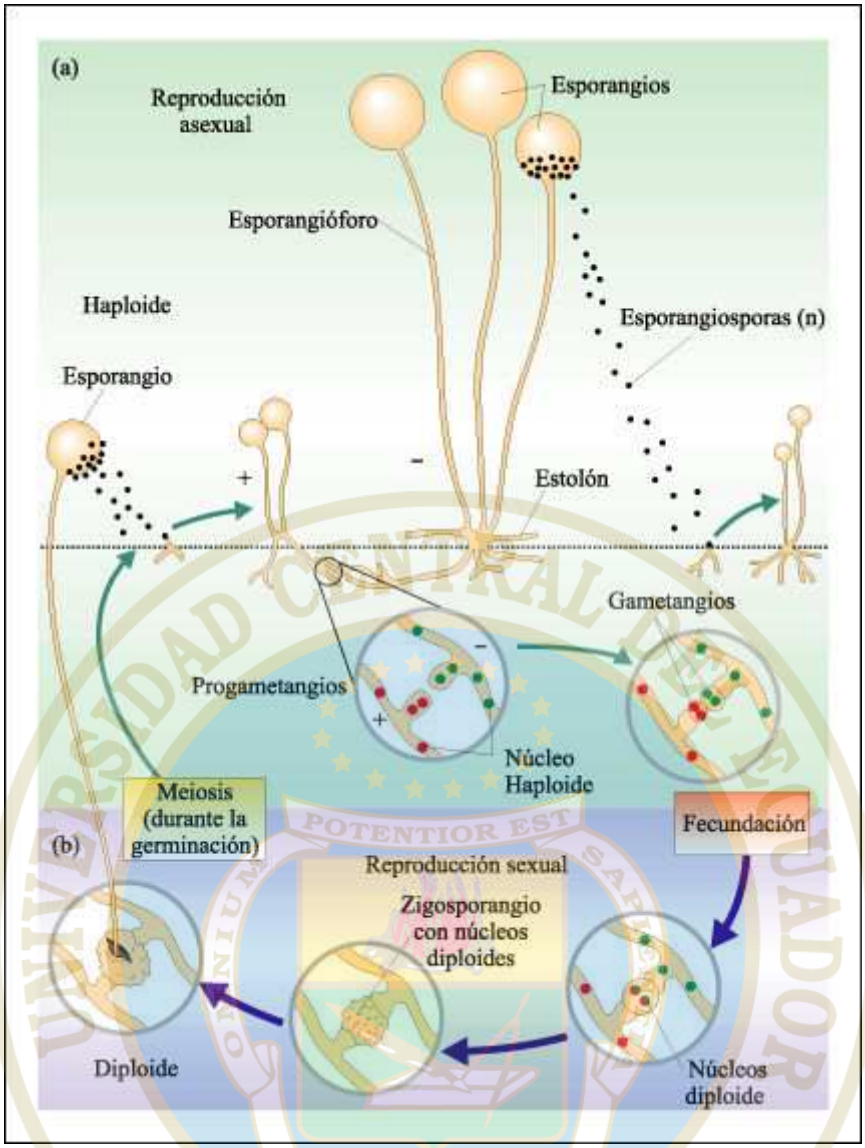
Uno de los miembros más comunes de este phylum es Rhyzopus stolonifer, el moho negro del pan. La infección comienza cuando una espora germina sobre la superficie del pan, la fruta, o alguna otra materia orgánica y forma hifas. Algunas hifas se agrupan en ramilletes superficiales llamados rizoides (porque su aspecto recuerda al de las raíces) que fijan el hongo al sustrato, secretan enzimas digestivas y absorben materiales orgánicos disueltos. Otras hifas especializadas, los esporangióforos, se elevan del sustrato y en sus extremos se forman los esporangios. A medida que los esporangios maduran, se ennegrecen dando al moho su color característico. Finalmente se abren y liberan numerosas esporas anemófilas, cada una de las cuales puede germinar y producir un nuevo micelio.

La reproducción sexual en Rhyzopus ocurre cuando las hifas especializadas -o progametangios- de dos cepas de apareamiento diferentes se encuentran y se fusionan, atraídas entre sí por hormonas que difunden en forma de gases.

Durante la mayor parte del ciclo, el organismo es haploide. El micelio de este hongo está formado por hifas ramificadas que fijan al organismo y absorben los nutrientes.

a) La reproducción asexual ocurre por la formación de esporangióforos cuyos esporangios producen esporangiosporas del mismo tipo de compatibilidad sexual que le dio origen. Cuando los esporangios maduran, sus delgadas paredes se desintegran, desprendiendo las esporas que son transportadas por el viento.

En condiciones favorables de humedad y temperatura, las esporas germinarán y darán origen a un nuevo grupo de hifas. b) La reproducción sexual ocurre cuando las hifas especializadas (progametangios) de dos cepas compatibles (designadas como + y -) se encuentran y se fusionan. Se forman entonces dos células apicales -los gametangios-. Una de las células contiene numerosos núcleos + y la otra, numerosos núcleos -. Los dos gametangios se fusionan y luego se fusionan muchos pares de núcleos + y núcleos -, produciendo núcleos diploides. La célula multinucleada resultante forma una pared dura, pigmentada y verrugosa, y se transforma en un zigosporangio latente que contiene una única zigospora. Cuando las condiciones ambientales son favorables, justo antes de la germinación, los núcleos diploides sufren meiosis. Luego ocurre la germinación, se rompe la pared del zigosporangio y emerge el esporangióforo a partir de la zigospora. En su extremo, el esporangióforo porta un esporangio que dará origen a esporas (esporangiosporas) las que, al germinar, producirán micelio + o -.



Ciclo de vida del moho el pan Rhizopus stolonifer.

Phylum ascomycota: ascomicetes

Los ascomicetes son el grupo de mayor número de especies del reino de los hongos. Entre los ascomicetes están las levaduras y los mildiús pulverulentos, muchos de los mohos negros y verde-azulados comunes, las colmenillas y las trufas.

Algunos miembros de este grupo de hongos causan muchas enfermedades a las plantas; otros son productores de micotoxinas, pero también se encuentran algunos que son fuente de muchos antibióticos. En los ascomicetes las hifas están divididas por paredes transversales o tabiques. Cada compartimiento generalmente contiene un núcleo separado, pero los tabiques tienen poros a través de los cuales pueden moverse el citoplasma y los núcleos. El ciclo de vida de un ascomicete incluye típicamente tanto la reproducción asexual como la sexual.

Las esporas asexuales se forman comúnmente aisladas, o en cadenas, en el ápice de una hifa especializada. Se caracterizan por ser muy pequeñas y numerosas, y se las denomina conidios, (del griego konis: "polvo").

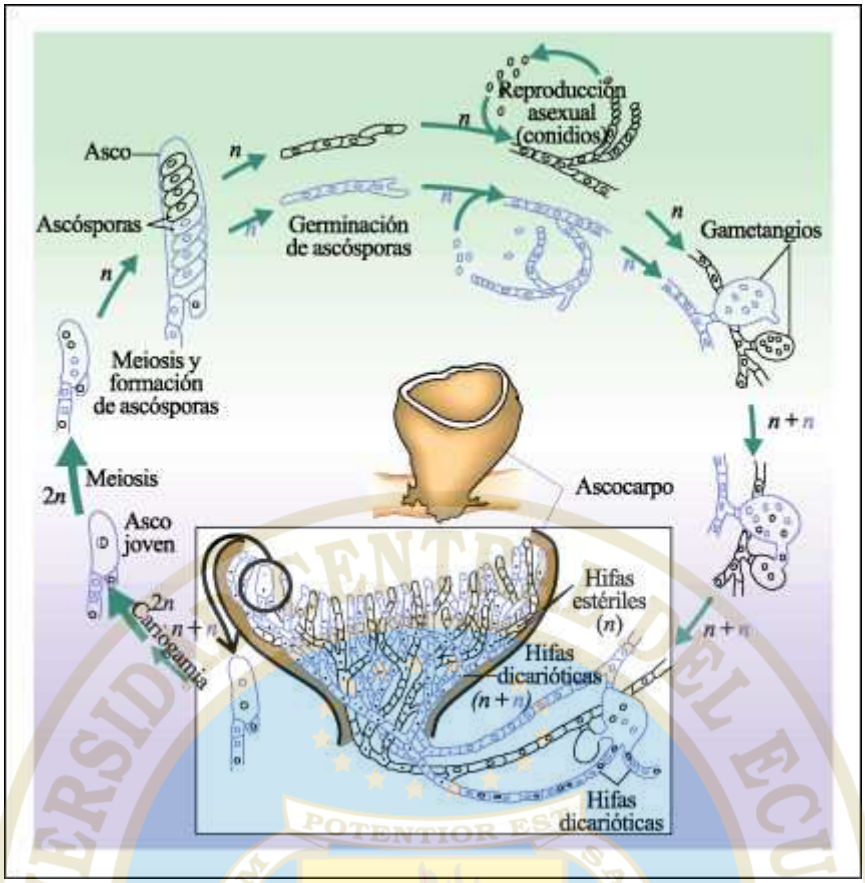
La reproducción sexual en los ascomicetes implica siempre la formación de un asco ("pequeño saco"), estructura que caracteriza a este phylum.

En la mayoría de los ascomicetes, los ascos se forman en estructuras complejas llamadas ascocarpos. A la madurez, los ascos se vuelven turgentes y finalmente estallan, liberando a sus ascósporas explosivamente al aire.



Dos ascomicetes.

a) La colmenilla común Morchella esculenta. Estos ascomicetes, junto con las trufas, se encuentran entre los hongos comestibles más apreciados. La estructura reconocida como colmenilla es el ascocarpo o fructificación, que es la parte visible en donde se producen los ascos y las ascósporas. b) La peziza escarlata, Sarcocypha coccinea, es un habitante frecuente de los bosques de maderas duras de EEUU. Habitualmente se la encuentra en la primavera sobre las ramas caídas.



Ciclo de vida de un ascomicete.

Una ascóspora (figura superior izquierda) germina y produce un micelio monocariótico (que contiene un sólo tipo de núcleo) haploide, que se produce mediante la formación de esporas asexuales (conidios). Cuando los micelios monocarióticos de diferentes cepas de apareamiento forman gametangios, el escenario está listo para la reproducción sexual. Se forma un puente entre los gametangios femenino y masculino que permite que los núcleos masculinos haploides penetren en el gametangio femenino. Las hifas que proliferan a partir de este gametangio son dicarióticas, es decir, cada célula contiene un par de núcleos haploides, uno de cada tipo progenitor (indicados en diferente color). Estas hifas dicarióticas conjuntamente con hifas monocarióticas entremezcladas, originan el ascocarpo o cuerpo fructífero. En el ascocarpo, las hifas dicarióticas crecen y se diferencian y forman los ascos, dentro de los cuales se fusionan los núcleos haploides. El núcleo diploide resultante sufre meiosis, produciéndose cuatro nuevos núcleos haploides. Estos núcleos se dividen luego mitóticamente, y el asco maduro contiene así ocho ascósporas maduras. Con la liberación y germinación de las ascósporas, el ciclo comienza nuevamente.

Los ascomicetes unicelulares se conocen como levaduras. Las levaduras son característicamente células ovales y pequeñas que se reproducen asexualmente por gemación. La reproducción sexual en las levaduras ocurre cuando dos células (o dos ascósporas) se unen y forman un cigoto. El cigoto puede producir yemas diploides o cuatro núcleos haploides por meiosis. También puede haber una división subsiguiente por mitosis. Dentro del cigoto, que ahora es un asco, se constituyen paredes alrededor de los núcleos haploides, formando ascósporas, las que quedan libres cuando la pared del asco se desintegra.

Phylum basidiomycota: basiodiomicetes

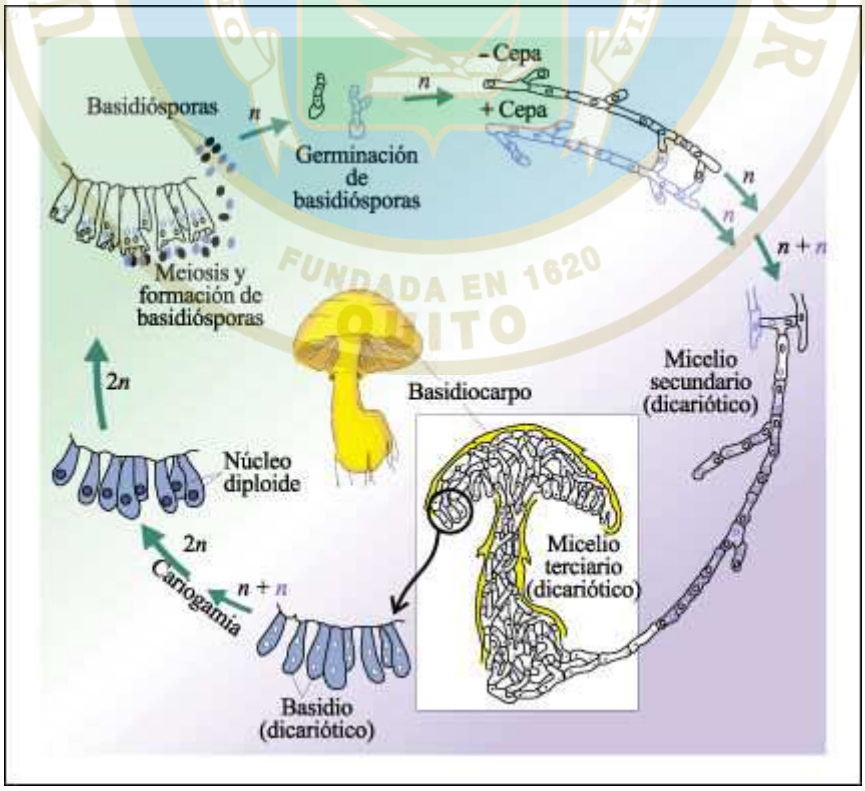
Los basidiomicetes constituyen el grupo de hongos más familiar, ya que incluyen a los hongos de sombrero o setas. La seta -fructificación o basidiocarpo- es el cuerpo fructífero en donde se producen las esporas. Está compuesto por masas de hifas fuertemente compactas.

El micelio, a partir del cual se producen los basidiocarpos, forma una trama difusa que puede crecer radialmente varios metros. Las fructificaciones habitualmente se forman en los bordes externos del círculo, donde el micelio crece más activamente debido a que ésta es el área en la cual hay más nutrientes. En consecuencia, las fructificaciones aparecen en círculos y, a medida que el micelio crece, el diámetro de los círculos va haciéndose cada vez mayor.

Muchas veces, cuando dentro de un círculo crecen hierbas, éstas tienen un color distinto y un desarrollo menor como consecuencia de la actividad del micelio. Estos círculos de basidiocarpos, que pueden aparecer en un prado de la noche a la mañana, se conocen como "corros o anillos de brujas". Este rápido desarrollo de los basidiocarpos se debe a que la mayoría del protoplasma nuevo se produce en forma subterránea, en el micelio.

Luego, el protoplasma penetra en las nuevas hifas del cuerpo fructífero a medida que éste se forma por encima del suelo. En este proceso, el micelio requiere una gran cantidad de agua, por lo que es común que los basidiocarpos "aparezcan" después de abundantes lluvias.

Los basidiomicetes, al igual que los ascomicetes, tienen hifas subdivididas por tabiques perforados. La reproducción sexual se inicia por la fusión de hifas haploides que forman un micelio dicariótico.



Ciclo de vida de un basidiomicete.

Las basidiósporas (superior izquierda) germinan y producen micelios monocarióticos primarios (n). Los micelios dicarióticos secundarios (n + n) se forman por la fusión de las hifas monocarióticas compatibles. Los micelios secundarios crecen, se diferencian y forman las estructuras reproductivas (basidios). En un agarico, los basidios se forman en el himenio en una estructura laminar denominada laminilla. Después que el basidio aumenta de tamaño, los dos núcleos, uno de cada cepa de apareamiento, se fusionan. El estadio 2n es muy breve; casi inmediatamente ocurre la meiosis, que da como resultado la formación de cuatro núcleos; de cada uno de ellos se desarrolla una basidióspora (n). Después que las basidiósporas se liberan, el basidiocarpo se desintegra.

Los basidiomicetes más populares pertenecen al grupo de los "hongos de sombrero" o Agaricales, que se caracterizan por tener forma de sombrilla con un pie generalmente central. Las esporas de estos hongos se encuentran en los surcos o laminillas situadas debajo del sombrero o píleo. Si se separa el pie del sombrero de uno de estos hongos maduros y se lo coloca sobre un trozo de papel blanco con las laminillas hacia abajo, liberará masivamente sus esporas que forman una copia en negativo de la estructura del conjunto de laminillas llamada impronta.

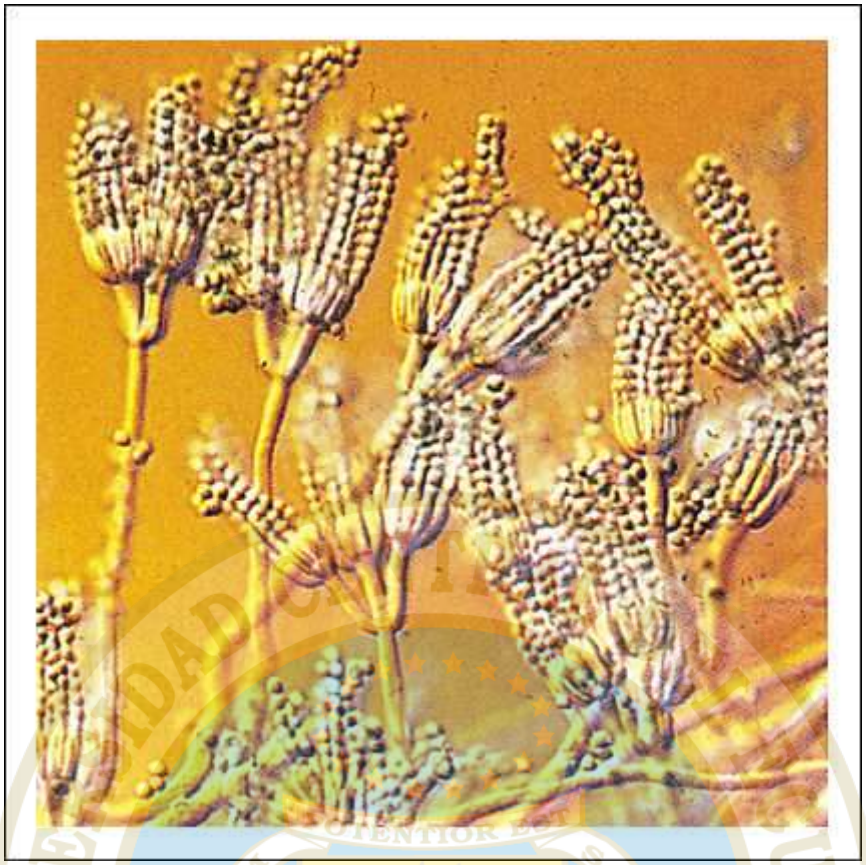
La parte fértil de un basidiocarpo, donde se hallan los basidios, se denomina himenio. Las esporas de los distintos grupos presentan una amplia gama de colores, formas, ornamentaciones y tamaños; estos caracteres son utilizados para la identificación de las especies. Muchos agaricos silvestres son apreciados por su sabor y son recolectados para ser vendidos al público en los mercados. La mayoría de las setas venenosas conocidas son también hongos de sombrero. Tal vez la más peligrosa de ellas sea la mortal Amanita phalloides. Esta especie generalmente crece debajo de robles o árboles del género Quercus ya que forma micorrizas -asociaciones simbióticas con las raíces de estos árboles-. Algunas especies tóxicas, como el Psilocybe cubensis (la fuente de la psilocibina) se ingieren por sus efectos alucinógenos.

Los hongos imperfectos

Los deuteromicetes u hongos imperfectos son hongos cuya reproducción sexual generalmente se desconoce. Algunos son parásitos que causan enfermedades en plantas y animales. Las enfermedades humanas más comunes causadas por este grupo son infecciones de la piel y de las mucosas conocidas como tiñas (que incluye al "pie de atleta") y muguet (al cual son particularmente susceptibles los bebés).

Algunas especies de deuteromicetes del género Penicillium son de importancia económica debido al papel que desempeñan en la producción de ciertos quesos (por ejemplo roquefort y camembert) y de antibióticos, incluyendo a la penicilina.

La ciclosporina, un compuesto que suprime las reacciones inmunes que intervienen en el rechazo de los transplantes de órganos es sintetizada por un deuteromicete que vive en el suelo. Especies del género Aspergillus producen micotoxinas; estos compuestos se almacenan en los alimentos e inclusive son trasmitidos a la leche materna y se consideran las sustancias cancerígenas más potentes descubiertas por el hombre. Especies del género Trichoderma son actualmente utilizadas para el control biológico de otros hongos que atacan plantas de importancia económica para el hombre.



Fotografía de hifas del género Penicillium observadas al microscópio óptico.

Este hongo imperfecto forma conidios en los extremos de los conidióforos ("portadores de conidios"). Los conidios son esporas asexuales, muy pequeñas, característica de los hongos imperfectos.

Relaciones simbióticas de los hongos

Aunque la mayoría de los hongos son saprobios, y viven sobre la materia orgánica muerta, un gran número son parásitos de plantas y animales y causan una variedad de enfermedades. Los hongos también intervienen en otros tipos de simbiosis como la que poseen los líquenes y las micorrizas, las que les ha dado importantes ventajas adaptativas.

Un liquen es la asociación simbiótica entre un hongo específico, denominado micobionte, y un alga verde o una cianobacteria denominada ficobionte. El producto de esta combinación es muy distinto del organismo fotosintético o del hongo independientes, y también son distintas las condiciones fisiológicas en las cuales puede sobrevivir. Los líquenes están muy difundidos en la naturaleza.

Son frecuentemente los primeros colonizadores de áreas rocosas desnudas. Sus actividades inician el proceso de formación del suelo, creando gradualmente un ambiente en el que luego pueden introducirse musgos, helechos y otras plantas.

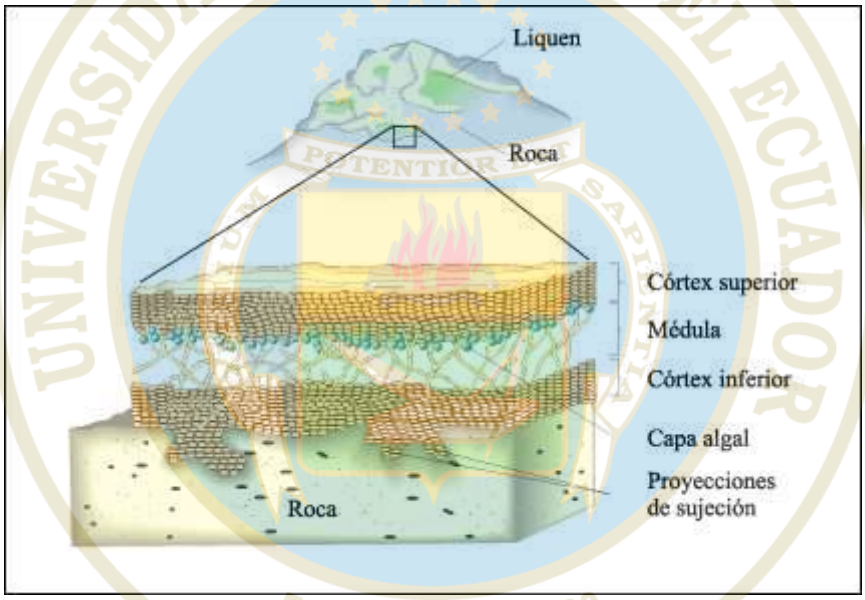
Los líquenes no necesitan de ninguna fuente de alimento orgánico y, a diferencia de muchas algas de vida libre y cianobacterias, pueden permanecer vivos aunque se desequen. Requieren solamente de luz, aire y algunos minerales. Aparentemente, absorben minerales del sustrato (esto lo sugiere el hecho que determinadas

especies se encuentren característicamente sobre tipos específicos de rocas, suelos o troncos de árboles), pero los minerales alcanzan los líquenes a través del aire y la lluvia.

Dado que los líquenes absorben rápidamente sustancias del agua de lluvia, son particularmente susceptibles a los compuestos tóxicos transportados por el aire, especialmente al anhídrido sulfuroso (que desorganiza las membranas biológicas impidiendo la fotosíntesis), y en menor magnitud, a los metales pesados y al "smog". Así, la presencia o ausencia de líquenes es un índice sensible de la contaminación de la atmósfera.

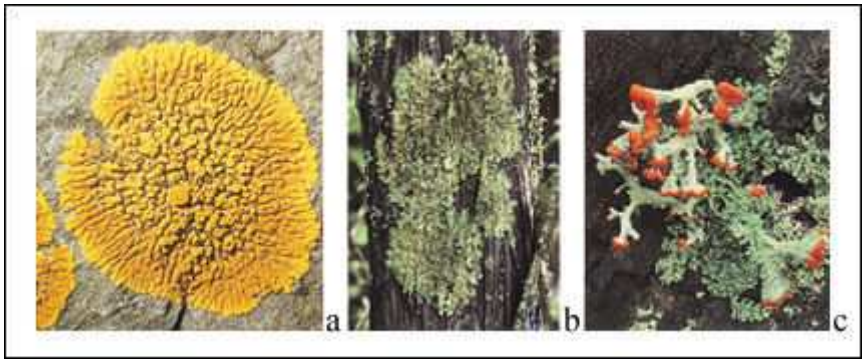
Muchas de las algas y cianobacterias encontradas en los líquenes se encuentran también comúnmente como especies de vida libre. Los líquenes no tienen nombres científicos independientes, sino que sus nombres están referidos al micobionte. En el 42% de las especies descriptas al presente, el componente fúngico es un ascomicete.

El liquen puede estar formado por varias capas, en las que generalmente el ficobionte cubre por debajo y por arriba al alga o cianobacterea.



Estructura del liquen Lobaria verrucosa.

Este liquen está formado por cuatro capas: el córtex superior, que es una capa protectora de hifas fúngicas fuertemente gelatinizadas; una capa algal, en donde las células algales se hallan esparcidas entre unas hifas laxas de pared muy fina; la médula, una capa ancha, poco densa, de hifas ligeramente gelatinizadas; y el córtex inferior, cubierto de finas proyecciones que adhieren el liquen al sustrato.



Diferentes líquenes.

a) Líquenes crustosos ("incrustantes") creciendo en una roca desnuda. b) Liquen foliáceo (con forma de hoja) creciendo en un árbol. c) Liquen soldado británico (Cladonia cristatella), un liquen fructicoso ("arbustivo"). Cada soldado, así llamado por el color escarlata, mide entre uno y dos centímetros de altura.

La forma de reproducción más común de los líquenes ocurre por simple fragmentación o mediante la formación de propágulos que contienen tanto hifas fúngicas como células fotosintéticas. También pueden formarse nuevos individuos por la captura de un alga o cianobacteria apropiada por parte de un hongo de liquen cuando se encuentra en estado de hifa de vida libre. En algunas ocasiones, las células fotosintéticas capturadas son destruidas por el hongo, en cuyo caso éste también muere. Si las células fotosintéticas sobreviven, se produce un liquen.

Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre los hongos y las raíces de plantas vasculares. En ciertas asociaciones con micorrizas, conocidas como endomicorrizas, las hifas fúngicas penetran en las células de la raíz formando espiras, abultamientos (vesículas) o hifas muy ramificadas (arbúsculos). Las hifas también se extienden hacia el suelo circundante, incrementando la absorción de agua, de fósforo y de otros nutrientes. Las endomicorrizas ocurren en casi el 80% de todas las plantas vasculares y el componente fúngico habitualmente es un zigomicete. En otras asociaciones, conocidas como ectomicorrizas, las hifas forman una vaina alrededor de la raíz pero no penetran realmente en sus células. Las ectomicorrizas son características de ciertos grupos de árboles y arbustos que incluyen a los pinos, hayas y sauces. El hongo habitualmente es un basidiomicete pero, en algunas asociaciones, intervienen ascomicetes, incluyendo a las trufas. Es sorprendente pensar que muchos árboles y bosques enteros no podrían existir sin la presencia de estos hongos.

Aún no se conoce en su totalidad la relación exacta entre las raíces y los hongos. Aparentemente, las raíces secretan azúcares, aminoácidos y, posiblemente, algunas otras sustancias orgánicas que son usadas por los hongos. Al parecer, los hongos convierten los minerales del suelo y del material en descomposición en una forma utilizable y los transportan a la raíz. Se ha mostrado experimentalmente que las micorrizas transfieren fósforo desde el suelo a las raíces y hay evidencia de que la absorción del agua por parte de las plantas es también facilitada por los hongos. Una de las observaciones recientes más intrigantes es que, bajo ciertas circunstancias, las micorrizas parecen funcionar como un puente a través del cual el fósforo, los carbohidratos y probablemente otras sustancias pasan de una planta hospedadora a otra.

Un estudio de los fósiles de plantas vasculares primitivas ha mostrado que las micorrizas eran tan frecuentes en ellas como en las plantas vasculares modernas. Esto ha llevado a la interesante sugerencia de que la evolución de las asociaciones

con micorrizas puede haber sido el paso crítico que permitió a las plantas realizar la transición a los suelos desnudos y relativamente estériles de la tierra aún desierta.



Capítulo 30. Las plantas

Las plantas son organismos fotosintéticos multicelulares adaptados a la vida terrestre. Entre sus adaptaciones están una cutícula cérea, poros a través de los cuales intercambian gases, capas protectoras de células que rodean a las células reproductoras y retención del esporofito joven dentro del gametofito femenino durante el desarrollo del embrión.

Todas las plantas parecen haber surgido de las algas verdes (división Chlorophyta). A diferencia de los animales que claramente han colonizado la tierra firme repetidas veces a lo largo de su evolución, la colonización de la tierra por las plantas parece haber sido un evento único en la historia de la vida.

Las plantas modernas se pueden clasificar en diez divisiones separadas. A partir de un antecesor común, divergieron dos linajes principales: los briofitos y las plantas vasculares.

La mayoría de los briofitos carece de tejidos vasculares especializados y todas carecen de hojas verdaderas, aunque el cuerpo de la planta se diferencia en tejidos fotosintéticos, de almacenamiento, de alimento y de fijación. Aunque los briofitos parecen haber cambiado poco en el curso de su historia evolutiva, las plantas vasculares han sufrido una gran diversificación.

Las principales tendencias que se observan en la evolución de las plantas vasculares incluyen sistemas de conducción más eficientes, una reducción progresiva en el tamaño del gametofito y la aparición de la semilla. Las nueve divisiones de plantas vasculares pueden agruparse informalmente en las plantas vasculares sin semillas (divisiones Psilophyta, Lycophyta, Sphenophyta y Pterophyta) y las plantas con semilla. Las plantas con semilla pueden agruparse en gimnospermas, o plantas con semillas desnudas (divisiones Coniferophyta, Cycadophyta, Ginkgophyta y Gnetophyta) y las angiospermas, o plantas que tienen semillas protegidas que dan flores (división Antophyta).

Entre las plantas vasculares actuales sin semilla, los helechos (división Pterophyta) son los más numerosos. Están caracterizados por hojas grandes, a menudo finamente divididas, llamadas frondes.
Las plantas vasculares con semilla comprenden las gimnospermas y las angiospermas. Las gimnospermas modernas más numerosas son las coníferas.

Las angiospermas se caracterizan por la flor y el fruto. Las flores atraen a los polinizadores y los frutos facilitan la dispersión de las semillas.

Las angiospermas son las plantas predominantes del paisaje moderno que suministran una diversidad de hábitat y alimentos para los animales terrestres.

El origen de las plantas superiores

Se cree que el antecesor de las plantas ha sido un alga verde multicelular. Este alga pertenece a la clase Charophyceae y es semejante al género moderno Coleochaete que es oogámica.

Al igual que las plantas, las algas verdes contienen clorofilas a y b y beta-caroteno como pigmentos fotosintéticos, y acumulan su reserva de alimento en forma de almidón. En las plantas y las algas verdes, pero no en otros organismos, el almidón se almacena en plástidos, y no en el citoplasma. Sin embargo, más allá de estas semejanzas, las algas verdes exhiben una gran diversidad de características, algunas de las cuales comparten con las plantas y otras no.

Aunque los antecesores inmediatos de Coleochaete pueden no haber sido los mismos a partir de los cuales evolucionaron las plantas, habría otro antecesor íntimamente relacionada con ambos. Varios conjuntos de datos llevaron a esta conclusión. Las células de Coleochaete, al igual que las de las plantas, tienen celulosa en sus paredes celulares y contienen peroxisomas en los que se encuentran enzimas claves en procesos tales como la fotorrespiración, entre otros. Una evidencia adicional la aporta su patrón de división del citoplasma -citocinesis-. En casi todos los otros organismos, incluyendo la mayoría de las algas verdes, el citoplasma se divide por constricción e invaginación de la membrana celular. En las plantas y en Coleochaete, el citoplasma se divide por la formación de una placa celular en el ecuador del huso. También se encuentran similitudes en la estructura y organización de los microtúbulos y en la estructura de la base de los flagelos de Coleochaete y de las células vegetales flageladas.

Una característica importante compartida por todas las plantas, pero ausente en Coleochaete, es una alternancia de generaciones bien definida. Este tipo de ciclo de vida se encuentra no sólo en muchas algas verdes multicelulares, sino también en las algas pardas y en las algas rojas; la evidencia bioquímica indica que se éstos no son organismos emparentados con las algas verdes. Esto sugiere que la alternancia de generaciones apareció independientemente en varias ocasiones.

La transición a la tierra

En la época en que el antecesor inmediato de las plantas se trasladó desde aguas poco profundas a la tierra firme, aparentemente ya había desarrollado una alternancia de generaciones heteromórficas bien definida. Después de la transición a la tierra firme, se fueron seleccionando nuevas adaptaciones en el ciclo de vida y también en otras características.

Algunas adaptaciones fueron críticas para el éxito final de las plantas en tierra firma y deben haber ocurrido temprano en su historia evolutiva, pues la mayoría de las plantas modernas, aunque sean muy diversas, las comparten. Las células necesitan agua; de hecho, son 95% de agua. Fue necesario que se reconciliaran esta exigencia básica de agua en los sistemas biológicos con una vida en el suelo árido y desnudo de la superficie terrestre. Las plantas presentan rasgos tales como raíces que las anclan al suelo y que forman un sistema de captación de agua, sistemas de bombeo, órganos fotosintéticos, superficies recubiertas contra la desecación y tejidos reforzados.

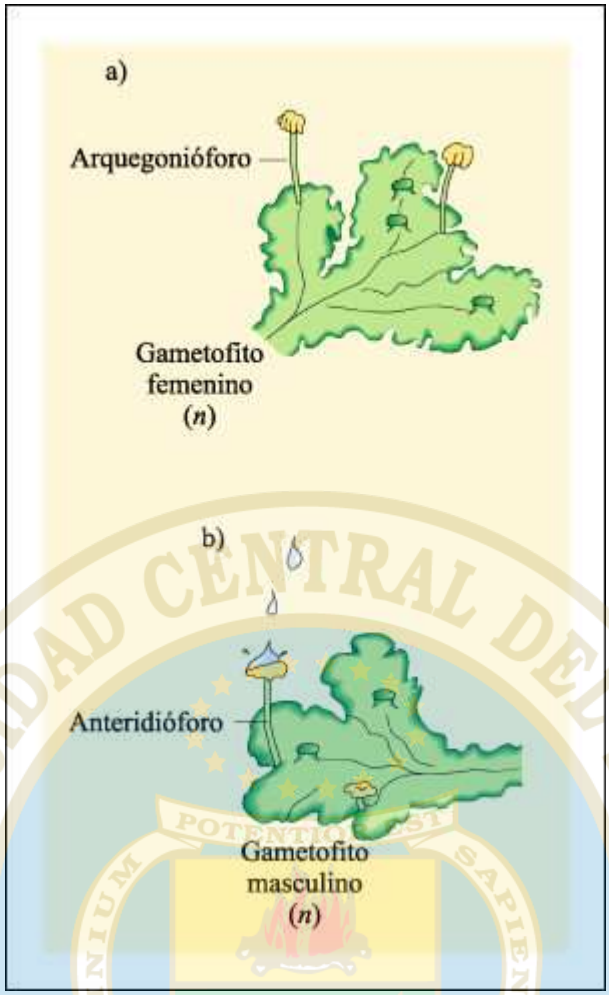
Estos rasgos son los que permiten que ejemplares como los abetos y tsugas de la siguiente fotografía se eleven decenas de metros sobre la superficie y tengan troncos de varios metros de diámetros.



La transición a la tierra firme fue un evento remarcable e improbable.

Una de estas características, claramente asociada con la transición a la tierra, es la cutícula protectora que cubre las superficies aéreas de las plantas y retarda la pérdida de agua por el cuerpo. La cutícula está formada por una sustancia cerosa llamada cutina, secretada por las células de la epidermis. Asociadas con la cutícula y, de hecho, vueltos necesarios por su existencia, hay "poros" especializados a través de los cuales pueden realizarse los intercambios de gases necesarios para la fotosíntesis.

Otra adaptación fue el desarrollo de órganos reproductores multicelulares como los gametangios -donde se producen gametas- y los esporangios -donde se producen esporas-. Éstos fueron rodeados por una capa protectora de células estériles. Cuando los gametangios originan gametos femeninos -denominados ovocélulas u oósferas- se llaman arquegonios y cuando originan gametos masculinos o espermatozoides se llaman anteridios.



Gametangios multicelulares de la hepática Marchantia, miembro de la división Bryophyta.

a) Gametangios femeninos o arquegonios en varias etapas de desarrollo. Los arquegonios tienen forma de botella, en cuya base se desarrolla una sola ovocélula. b) Anteridio en desarrollo en el gametofito masculino. El tejido espermatogénico originará las gametas masculinas que, cuando estén maduros, nadarán hasta la ovocélula a través del canal del cuello del arquegonio.

Una adaptación que se relaciona con esto fue la retención de la ovocélula fecundada (el cigoto) dentro del gametangio femenino (el arquegonio) y el desarrollo del embrión dentro de esa estructura. Así, durante las etapas críticas de su desarrollo, el embrión, o esporofito joven, está protegido por los tejidos del gametofito femenino.



Briofitos representativos, las únicas plantas en las cuales el gametofito, que es haploide (n), es la generación dominante y nutricionalmente independiente.

Un gametofito joven de la hepática Marchantia (clase Hepaticae) creciendo sobre una roca.



Anthoceros (clase Anthocerotae).

Los "cuernos" de este briofito son los esporofitos diploides (2n), que están unidos a un gametofito con forma de disco.



Musgo politrico (clase Musci) con cápsulas esporíferas.

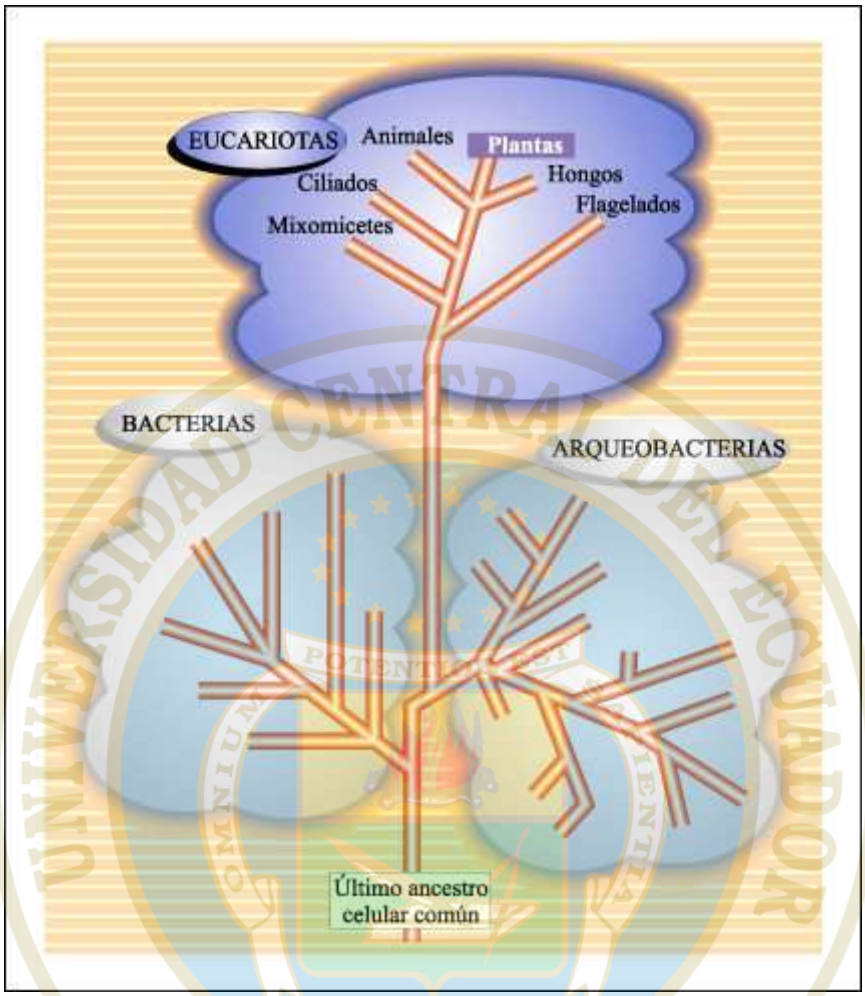
Las estructuras verdes inferiores del briofito de la figura son los gametofitos. Los pedicelos y cápsulas no fotosintéticos son los esporofitos. Según la especie, los esporofitos de los musgos que crecen en regiones templadas tardan entre 6 y 18 meses en alcanzar la madurez.

Un tiempo después de la transición a la tierra, las plantas divergieron en al menos dos linajes separados. El más antiguo, a juzgar por el análisis de la filogenia basado en la secuencia de la subunidad pequeña del RNA ribosomal dio lugar a los briofitos, miembros de la división Bryophyta, un grupo que incluye a las clases hepáticas, antoceros y los musgos modernos.

El otro dio lugar a las plantas vasculares, el grupo que incluye a todas las restantes plantas terrestres. Una diferencia principal entre los briofitos y las plantas vasculares es que los esporofitos de las últimas -conocidos como traqueofitos- tal como su nombre lo indica, tienen un sistema vascular bien desarrollado que transporta agua, minerales, azúcares y otros nutrientes a través del cuerpo de la planta. Los briofitos aparecen por primera vez en el registro fósil a fines del período Silúrico, hace aproximadamente 400 millones de años. Estos fósiles antiguos son muy similares a los briofitos que viven actualmente. Los fósiles más antiguos de las plantas terrestres -a juzgar por los hallazgos de esporas- son de mediados del período Ordovícico, hace aproximadamente 470 millones de años.

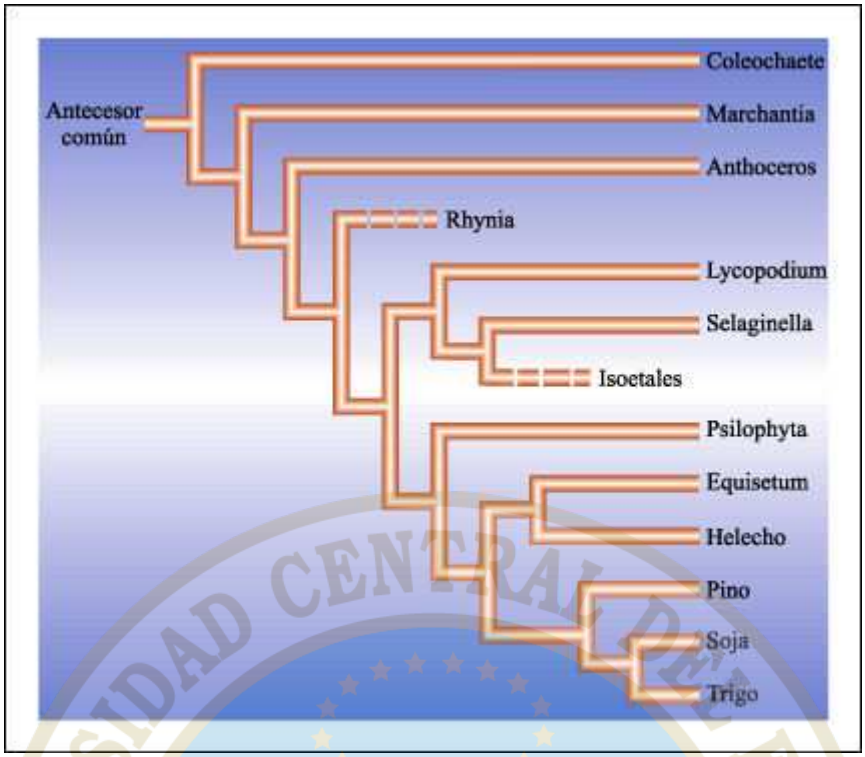
Así como la aparición de los primeros organismos fotosintéticos tuvo un efecto decisivo en la historia ulterior de la vida, la aparición de las plantas terrestres tuvo importantes consecuencias sobre los flujos de energía y nutrientes entre los ecosistemas terrestres y acuáticos, así como sobre la subsecuente evolución de los

animales. Se cree que la aparición de las plantas terrestres fue un factor de gran importancia en la reducción de la concentración atmosférica de dióxido de carbono y -a través de tal reducción- en el descenso de la temperatura sobre la superficie terrestre.



Esquema global de las relaciones evolutivas de los seres vivos.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
FUNDADA EN 1620
QUITO



Relaciones filogenéticas simplificadas entre los principales grupos de plantas.

Clasificación de las plantas

Las plantas se pueden clasificar en dos grandes grupos: los briofitos y las plantas vasculares.

Las hepáticas, antoceros y musgos de la división Bryophyta son bastante diferentes unos de otros y hay cierta duda acerca de si representan tres linajes distintos derivados de la planta ancestral o ramificaciones posteriores de un linaje surgido de ese antecesor.

Diversas líneas de evidencia sugieren que cada una de las nueve divisiones de las plantas vasculares es monofilética, es decir que todos sus miembros descienden de un antecesor común. Las plantas vasculares se agrupan frecuentemente, por conveniencia, de manera que pueden o no reflejar relaciones evolutivas. Por ejemplo, estas plantas como grupo a menudo se conocen como traqueofitos. Pueden ser agrupadas en las que no tienen semillas (divisiones Psilophyta, Lycophyta, Sphenophyta y Pterophyta) y en aquellas que tienen semillas. Las plantas con semillas también forman dos grupos informales, las gimnospermas y las angiospermas. Las gimnospermas son aquellas que tienen semillas "desnudas", sin protección (divisiones Coniferophyta, Cycadophyta, Ginkgophyta y Gnetophyta), en tanto que las angiospermas (de la palabra griega "angio" que significa "vaso" - literalmente, semilla en un vaso-) son, formalmente hablando, los miembros de la división Anthophyita, las plantas que dan flores.

Clasificación de las plantas vivas

Nombre informal	Taxón	Taxón	Nombre común	
No vasculares	División Bryophyta		Briófitos	16.
		Clase Hepaticae	Hepáticas	6.0
		Clase Anthocerotae	Antoceros	100
		Clase Musci	Musgos	9.5
Vasculares sin semilla	División Psilophyta		Helechos arcaicos	Var
	División Lycophyta		Licopodios	1.0
	División Sphenophyta		Colas de caballo	15
	División Pterophyta		Helechos	12.
Vasculares con semilla Gimnosperma	División Coniferophyta		Coníferas	550
	División Cycadophyta		Cicadáceas	100
	División Ginkgophyta		Ginkgos	1
	División Gnetophyta		Gnetofitas	70
Vasculares con semilla Angiosperma	División Anthophyta		Plantas con flores (angiospermas)	235
		Clase Monocotiledóneas	Monocotiledóneas	65.
		Clase Dicotiledóneas	Dicotiledóneas	170

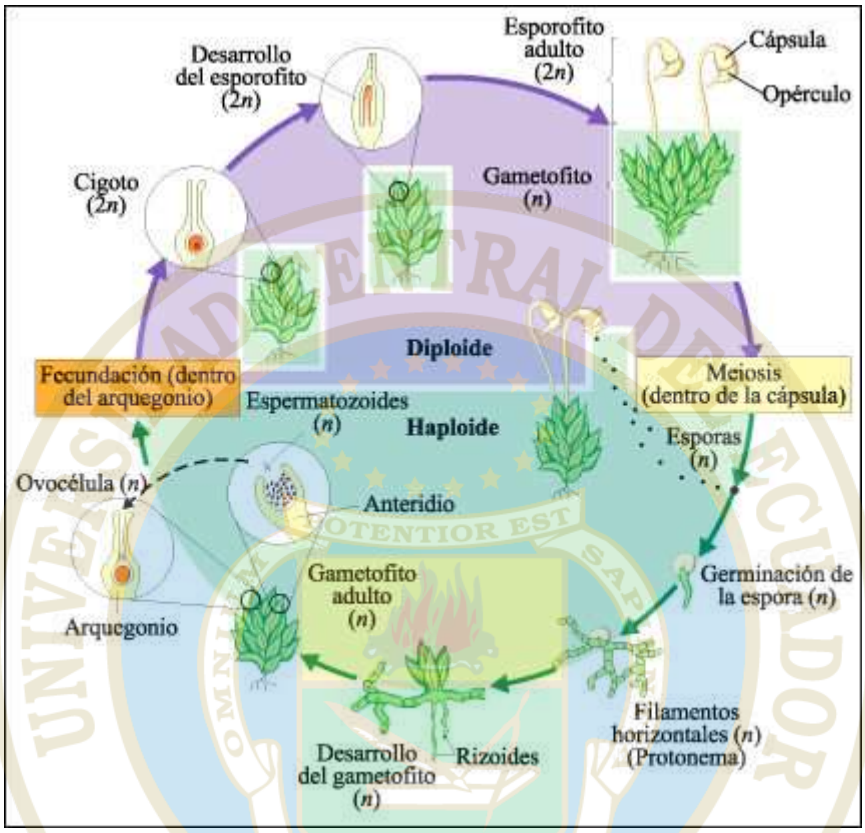
División Bryophyta: hepáticas, antoceros y musgos

Los briofitos carecen de un sistema radical bien desarrollado y de estructuras altamente especializadas en el transporte de agua. Por lo tanto, exhiben una complejidad considerablemente menor que las plantas vasculares. Crecen exitosamente en parajes húmedos y sombreados, y en ciénagas.

Los briofitos, en general, exhiben una estructura comparativamente simple y son relativamente pequeños, habitualmente de menos de 20 centímetros de longitud. Una sola planta de musgo puede desparramarse en un área considerable, pero la mayoría de las hepáticas son tan pequeñas que sólo son perceptibles para un observador agudo. En los ambientes húmedos frecuentados por los briofitos, las células individuales pueden absorber el agua y los nutrientes contenidos en el aire o bien incorporados por difusión desde el medio en que crecen. A semejanza de los líquenes, los briofitos son indicadores sensibles de la contaminación del aire. Aunque los briofitos no tienen raíces verdaderas, generalmente se fijan al sustrato por medio de rizoides que son células individuales alargadas o filamentos celulares. Muchos briofitos también tienen pequeñas estructuras foliáceas en las cuales ocurre la fotosíntesis. Estas estructuras carecen de los tejidos especializados que tienen las hojas "verdaderas" de las plantas vasculares y tienen sólo el grosor de una o

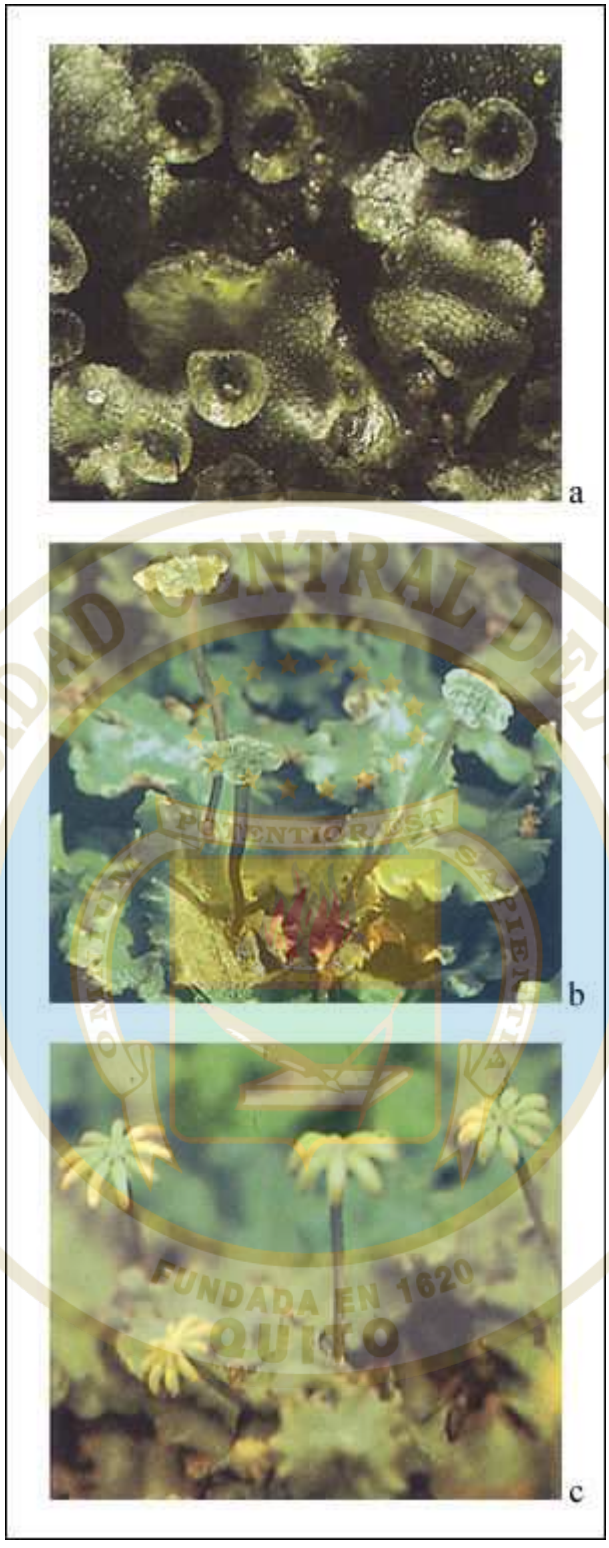
unas pocas capas de células. Si bien tienen esta lejana similitud, las estructuras foliáceas de los briofitos y las hojas de las plantas vasculares han evolucionado de modo independiente.

Los briofitos, como todas las otras plantas, tienen un ciclo de vida con alternancia de generaciones. Sin embargo, en contraste con las plantas vasculares, los briofitos se caracterizan por poseer un gametofito haploide que, en general, es de mayor tamaño que el esporofito diploide.



El ciclo de vida de un musgo.

El ciclo de vida de un musgo comienza con la liberación de esporas de la cápsula, que se abre cuando se expulsa una pequeña tapa denominada opérculo (arriba derecha). La espora germina y da lugar a un protonema filamentoso ramificado, a partir del cual se desarrolla un gametofito foliáceo. Los espermatozoides, que son expulsados del anteridio maduro, son atraídos al arquegonio donde uno de ellos se fusiona con la ovocélula y produce el cigoto. El cigoto se divide por mitosis y forma el esporofito. Al mismo tiempo, la base del arquegonio se divide y forma la caliptra protectora. El esporofito maduro consiste en una cápsula, que puede estar sostenida por un pedicelo -que es también parte del esporofito- y un pie. La meiosis ocurre dentro de la cápsula y da como resultado la formación de esporas haploides. En este musgo, los gametofitos llevan tanto anteridios como arquegonios. En otras especies, un sólo gametofito puede llevar anteridios o arquegonios, pero no ambos.



Gametofito de la hepática Marchantia.

Las copas gemíferas con forma de cuenco, visibles en este gametofito de la hepática Marchantia, contienen cuerpos diminutos, los propágulos que son esparcidos por la lluvia y crecen en la vecindad de la planta madre. La reproducción asexual por fragmentación o por propágulos es común entre las hepáticas. En Marchantia, los anteridios y arquegonios elevados se forman en plantas diferentes: el gametofito masculino b) y el femenino. c) El cigoto, formado en el arquegonio,

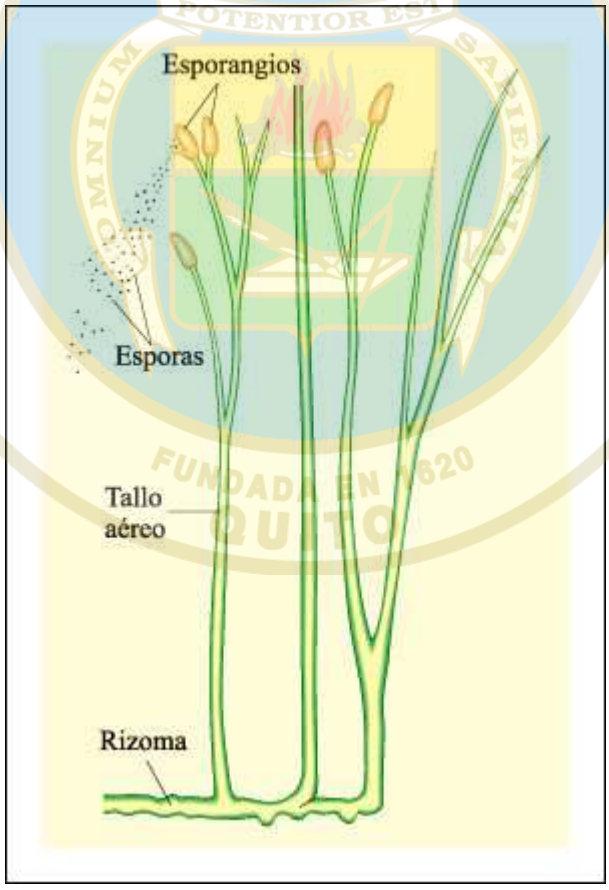
desarrolla un esporofito, que permanece unido al gametofito femenino. Las copas gemíferas se desarrollan en ambos tipos de gametofito.

Las plantas vasculares: introducción

Rhynia major, actualmente extinguida, es un ejemplo de las plantas vasculares más antiguas que se conocen y su existencia se remonta a unos 400 millones de años atrás. Su aspecto parece mucho más primitivo que el de un briofito. Sin embargo, difería de los briofitos en un punto importante: dentro de su tallo había un cilindro central de tejido vascular, especializado en la conducción de agua y sustancias disueltas hacia la parte superior del cuerpo.

Comenzando con una planta vascular muy simple, tal como Rhynia, es posible seguir algunas tendencias evolutivas principales, así como diversas innovaciones fundamentales. Una innovación temprana fue la raíz, estructura especializada en la fijación de la planta y la absorción de agua y nutrientes esenciales. Otra fue la hoja, estructura especializada en la fotosíntesis.

Rhynia major carecía de hojas y de raíces. Sus tallos aéreos, que eran fotosintéticos, estaban unidos a un tallo subterráneo. o rizoma. Los tallos aéreos estaban cubiertos con una cutícula y contenían estomas. Las estructuras oscuras en los ápices de los tallos son esporangios, que aparentemente liberaban sus esporas al escindirse longitudinalmente.



Rhynia major, una de las plantas vasculares más primitivas que se conocen.

Uno de los hechos más sorprendentes en la evolución de las plantas ha sido el

desarrollo de sistemas conductores cada vez más eficientes que comunican las dos porciones del cuerpo de la planta, el vástago (que comprende el tallo y las hojas) y la raíz.

El sistema conductor en las plantas vasculares modernas consta de dos tejidos diferentes: el xilema, que transporta agua e iones desde las raíces a las hojas y el floema, que lleva sacarosa y otros productos de la fotosíntesis disueltos, desde las hojas a las células no fotosintéticas de la planta. Si bien el transporte de estas sustancias es de vital importancia, el floema también es empleado para el transporte a larga distancia -entre distintas localidades de la planta- de muchas otras sustancias. De igual modo, el fluido xilemático no está compuesto sólo de agua e iones, sino que contiene, con frecuencia, sustancias orgánicas disueltas.

Los elementos conductores del xilema son las llamadas traqueidas y los vasos. Los elementos conductores del floema son las conocidas como células cribosas. Asociadas a estas células se encuentran las llamadas células acompañantes. En los tallos, los cordones longitudinales del xilema y del floema corren contiguos, ya sea en haces vasculares o dispuestos en dos capas concéntricas (cilindros) en las cuales uno de los tejidos (típicamente el floema) está por fuera del otro.

Con el desarrollo de raíces, hojas y sistemas conductores eficientes, las plantas "resolvieron" efectivamente los problemas más básicos con los que se enfrentaban los organismos multicelulares fotosintéticos en tierra: adquirir abastecimientos adecuados de agua y nutrientes, y distribuirlos entre todas las células que constituyen el organismo.

Otra tendencia pronunciada que se observa en la evolución de las plantas es la reducción en el tamaño del gametofito. En todas las plantas vasculares y, a diferencia de lo que hemos visto en los briofitos, el gametofito es más pequeño que el esporofito. Sin embargo, en los representantes contemporáneos de las plantas vasculares más primitivas, el gametofito está separado y es nutricionalmente independiente del esporofito. En los grupos que han evolucionado más recientemente -las gimnospermas y las angiospermas- el gametofito se ha reducido a un tamaño microscópico y a una condición de extrema dependencia respecto del esporofito.

Relacionada también con el ciclo reproductor, hay una tendencia hacia la heterosporia, es decir, la producción de dos tipos de esporas. Las plantas vasculares más primitivas producían sólo un tipo de espora (homosporia) en un tipo de esporangio. A1 germinar, estas esporas típicamente producen gametofitos en los cuales se forman tanto anteridios como arquegonios. En las plantas que son heterósporas, se desarrollan un gametofito que lleva los arquegonios y otro que lleva los anteridios. A medida que los gametofitos se fueron reduciendo de tamaño, los arquegonios y los anteridios también disminuyeron de tamaño, hasta desaparecer completamente en las angiospermas. En las angiospermas, así como en las gimnospermas, el gametofito masculino recibe el nombre de polen.

El gametofito femenino, en tanto, produce células haploides contenidas en una estructura denominada óvulo. El óvulo, en las plantas angiospermas, consta del gametofito femenino y el tegumento (2n) que lo recubre. El óvulo fecundado o semilla es una de las innovaciones más importantes que contribuyen a explicar el enorme éxito de las plantas vasculares en tierra firme. La semilla es una estructura compleja que contiene al esporofito joven, o embrión, rodeado de una cubierta externa protectora, la cubierta seminal. Esta cubierta, que deriva de tejidos del esporofito materno, protege al embrión mientras éste permanece latente, a veces durante muchos años, hasta que las condiciones sean favorables para su

germinación. Las semillas más tempranas que se conocen se fosilizaron en depósitos del Devónico superior, hace aproximadamente 360 millones de años.

Las plantas vasculares sin semillas

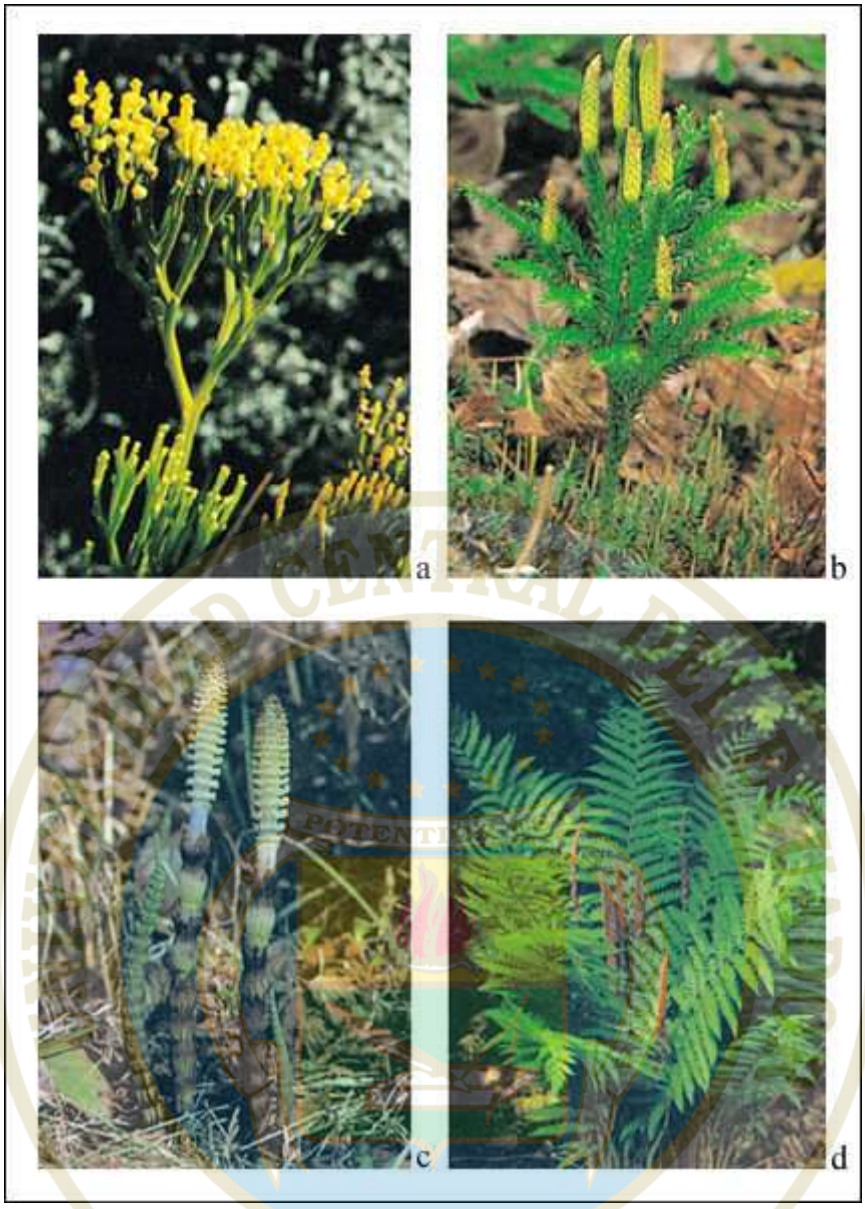
Hay cuatro divisiones de plantas vasculares sin semillas que tienen representantes vivos: las Psilophyta (helechos arcaicos), las Lycophyta (licopodios), las Sphenophyta (colas de caballo) y las Pterophyta (helechos), el grupo más grande. Muchas de ellas ya estaban presentes en el perído Carbonífero.

De acuerdo con el testimonio de los fósiles, los helechos aparecieron hace unos 350 millones de años, y todavía son relativamente abundantes. La mayoría de las 12.000 especies vivientes se encuentran en los trópicos, pero muchas existen también en regiones templadas y aun áridas. Dado que sus espermatozoides son flagelados y necesitan de agua libre para la fecundación, las especies que viven en regiones áridas explotan la aparición estacional de agua para la reproducción sexual.

Los tallos de los helechos no son habitualmente tan complejos como los de las gimnospermas y angiospermas, y a menudo se reducen a un rizoma. Aunque los helechos no poseen crecimiento secundario, es decir, el tipo de crecimiento que da como resultado un aumento de la circunferencia y la formación de corteza y tejido leñoso, algunos alcanzan una gran altura.

Las hojas o frondas de los helechos frecuentemente están finamente divididas en folíolos o pinnas. Caracterizadas por una alta relación superficie a volumen, estas hojas divididas, muy desplegadas, son colectores de luz muy eficientes. Los helechos están bien adaptados a crecer en las condiciones de luz difusa que impera en el suelo de los bosques. Los esporangios comúnmente se disponen en la superficie inferior de las hojas o, a veces, en hojas especializadas. Las hojas que traen esporangios se llaman esporofilos. Los esporofilos pueden asemejarse a las otras hojas verdes de la planta o pueden ser tallos no fotosintéticos (hojas modificadas). Los esporangios de los helechos comúnmente se presentan en pequeños grupos conocidos como soros.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
FUNDADA EN 1620
QUITO

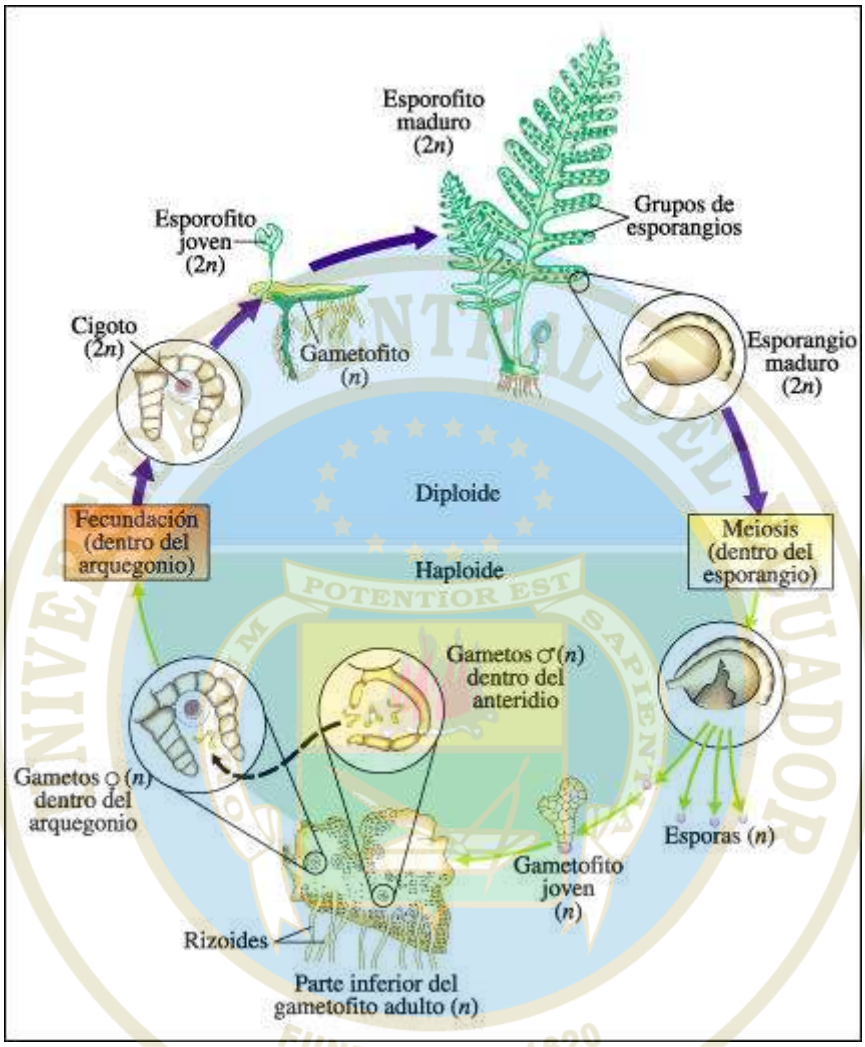


Representantes actuales de las cuatro divisiones de plantas vasculares sin semillas.

a) El helecho Psilotum, uno de los dos géneros vivos de la división Psilophyta. Las estructuras bulbosas son los esporangios, que aparecen en grupos fusionados de a tres. Estos helechos arcaicos son únicos entre las plantas vasculares actuales por carecer de hojas y raíces. Sin embargo, si se mira con detenimiento, se distinguen unas pequeñas emergencias en forma de escamas debajo de los esporangios. b) Los licopodios, helechos del género Lycopodium, son los miembros más comunes de la división Lycophyta. En este género, los esporangios son llevados en hojas especializadas, los esporofilos, que se agrupan formando un cono en el ápice (parte superior) de las ramas, como se muestra en este Lycopodium clavatum. Las esporas céreas, transportadas por el viento, originan pequeños gametofitos subterráneos independientes. Los que son biflagelados, nadan hasta el arquegonio, donde se produce la fecundación y se desarrolla el esporofito joven, o embrión. c) Los colas de caballo, división Sphenophyta, de los cuales hay un sólo género vivo (Equisetum) se reconocen fácilmente por sus tallos articulados y finamente estriados, que contienen sílice. En cada nudo hay un círculo de hojas pequeñas, en forma de escamas. Las estructuras que llevan esporas se agrupan en un cono en el

ápice del tallo. Los gametofitos son independientes y los espermatozoides son espiralados y poseen numerosos flagelos. d) Un helecho real. Los helechos, división Pterophyta, son las plantas sin semillas más abundantes.

En los helechos, como en todas las plantas vasculares vivientes, la generación dominante es el esporofito.



Ciclo de vida de un helecho.

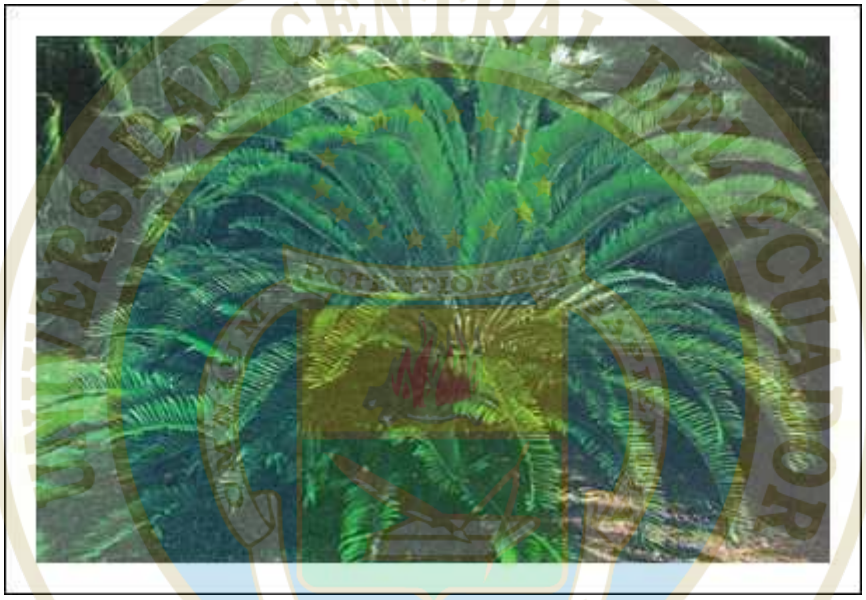
En los esporangios (a la derecha), se producen, por meiosis, las esporas haploides, que luego son liberadas. De las esporas se desarrollan gametofitos haploides. En muchas especies, los gametofitos tienen sólo unas pocas capas de células y adoptan una forma similar a un corazón, como se muestra aquí (parte inferior). De la superficie inferior del gametofito aparecen filamentos, los rizoides, que penetran en el suelo. En la superficie inferior del gametofito hay arquegonios, estructuras con forma de botella, que contienen las gametos femeninos y los anteridios, que contienen a los gametos masculinos. Cuando los gametos masculinos maduran y hay un aporte adecuado de agua, los anteridios se rompen y los gametos masculinos, que tienen numerosos flagelos, nadan hasta los arquegonios y fecundan a los gametos femeninos. Del cigoto se desarrolla el esporofito diploide (2n), que crece del arquegonio, contenido en el gametofito. Después que el joven esporofito se arraigó en el suelo, el gametofito se desintegra. El esporofito madura,

desarrolla esporangios, en los cuales ocurre la meiosis y así comienza nuevamente el ciclo.

Plantas con semillas

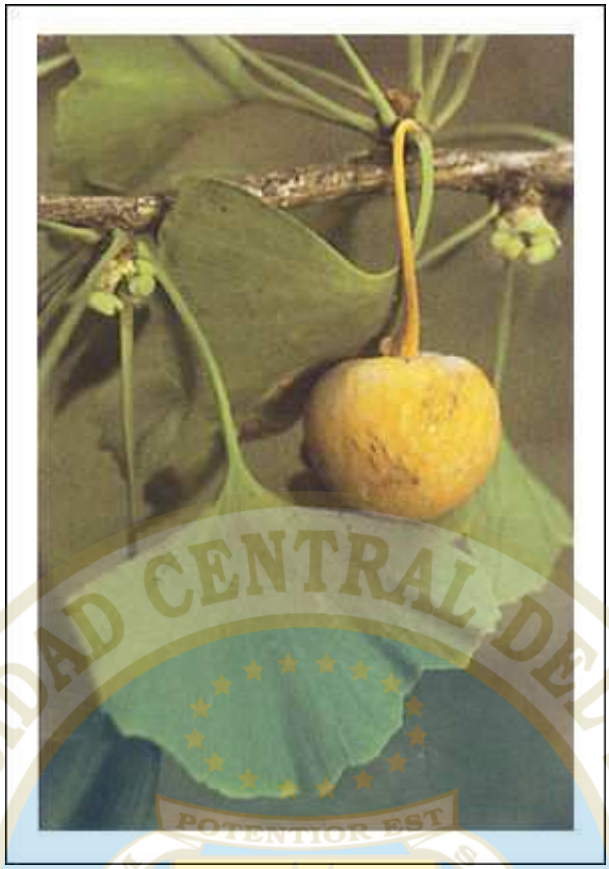
Las plantas con semillas existían ya cerca del final del período Carbonífero. Por entonces, y de acuerdo con el registro fósil, la exuberante vegetación estaba dominada por helechos y licopodios arborescentes de gran tamaño.

Durante el período Pérmico, las gimnospermas se diversificaron. Cuatro grupos de gimnospermas tienen representantes vivos: tres divisiones pequeñas -Cycadophyta, Ginkgophyta y Gnetophyta- y una división grande y familiar para todos nosotros -Coniferophyta-. Las coníferas ("portadoras de conos") incluyen a los pinos, abetos, piceas, Tsuga del Canadá, juníperos, alerces y araucarias de Argentina y Chile, así como las secuoyas gigantes de California y Oregon.



Gimnospermas representativas.

Encephalartos Woodii, una cicadácea (división Cycadophyta) procedente de África. La mayoría de las cicas son raras. Esta especie, que se encuentra en peligro de extinción, se ha salvado debido a que muchos rebrotes de una planta progenitora se encuentran a buen resguardo en varios jardines botánicos del mundo.



Gingko biloba

Hojas y semillas carnosas del Gingko biloba la única especie sobreviviente de las Gingkophyta, un linaje que data del Paleozoico superior. Gingko es especialmente resistente a la contaminación del aire y comúnmente se cultiva en parques urbanos y a lo largo de las calles de la ciudad. La cubierta carnosa de semillas tiene un olor pútrido semejante a la manteca rancia. Sin embargo, la "almendra interna de la semilla", que tiene un sabor a pescado, es un manjar muy apreciado en el Oriente.



Pino Ponderosa

Rama de conífera, del pino Ponderosa (también llamado pino amarillo del oeste), con un cono femenino. Cuando el cono madura, se abre y libera sus semillas aladas (en la figura se observan dos semillas que han quedado atrapadas entre las escamas). Al igual que otros pinos, el Ponderosa tiene hojas aciculares -en forma de aguja- flexibles, que se mantienen juntas en un haz. El pino Ponderosa, uno de los principales árboles de los bosques de las Rocosas, desde Canadá a México, es un pilar para la industria maderera del noroeste de América del Norte y otras partes del mundo.



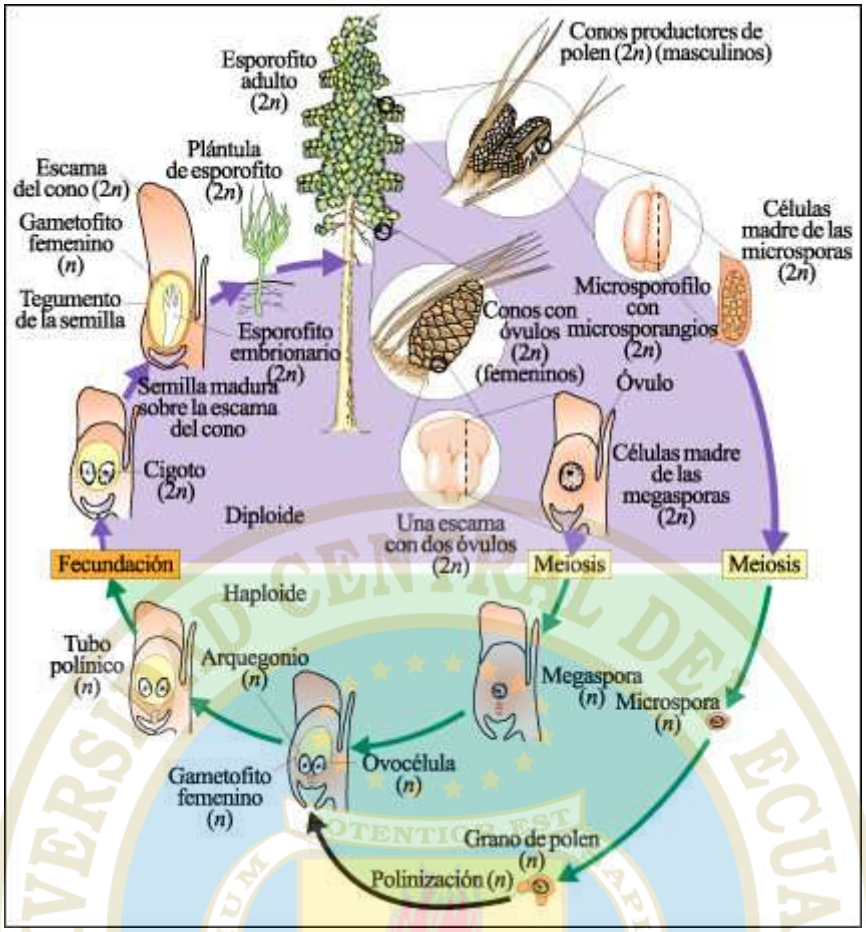
Welwitschia mirabilis

Una gran planta productora de semillas, Welwitschia mirabilis, un gnetófito (división Gnetophyta), que crece en el desierto de Namibia de África meridional. La Welwitschia produce solamente dos hojas adultas, que continúan su crecimiento durante toda la vida de la planta. A medida que el crecimiento continúa, las hojas se rompen en los extremos y se escinden a lo largo. Así, las plantas más viejas parecen tener numerosas hojas.

La semilla es una estructura protectora por medio de la cual los embriones pueden dispersarse y permanecer latentes hasta que las condiciones se tornen favorables para su supervivencia. Así, sus funciones se asemejan a las esporas de las bacterias o a los cigotos resistentes de las algas de agua dulce. Si bien existe esta superficial similitud, la estructura de las semillas es mucho más compleja. Una semilla incluye el embrión (el esporofito latente, joven), una reserva de tejido nutritivo y una cubierta protectora externa.

En las plantas con semillas, la generación del gametofito se reduce aun más y depende totalmente del esporofito.

Todas las gimnospermas son heterósporas y producen dos tipos diferentes de esporas en dos tipos diferentes de esporangios. Las esporas que originan los gametofitos masculinos se conocen como micrósporas y se forman en estructuras conocidas como microsporangios. Las esporas a partir de las cuales se desarrollan los gametofitos femeninos, se conocen como megaspora y se forman en los megasporangios. Un megasporangio contiene una sola célula madre de la megaspora, que origina, por meiosis, a una megaspora, y está rodeada por una o dos capas de tejido, el tegumento.



Ciclo de vida del pino.

Las estructuras reproductoras son los conos, dentro de los cuales se forman las esporas sobre las escamas. Las microsporas se desarrollan a partir de las células madre de las microsporas y las megasporas, a partir de las células madre de las megasporas. Las microsporas desarrollan granos de polen, que son gametofitos masculinos inmaduros. Dentro de los óvulos, las megasporas desarrollan un gametofito femenino; cada gametofito femenino contiene varios arquegonios, cada uno con una ovocélula. Aunque más de una ovocélula pueda ser fecundada, habitualmente sólo se desarrolla completamente un embrión en cada gametofito femenino. Los gametos masculinos inmóviles son llevados al arquegonio por el tubo de polen, y la ovocélula es fecundada. Después de la fecundación, el óvulo madura formando la semilla; la semilla consiste en el esporofito embrionario, que rodea al tejido nutritivo del gametofito femenino y una cubierta externa derivada de las capas protectoras (tegumento) del óvulo. Cuando la semilla madura, el cono se abre y libera las semillas aladas que germinan produciendo la plántula. Ambos tipos de conos se desarrollan en el mismo esporofito maduro.



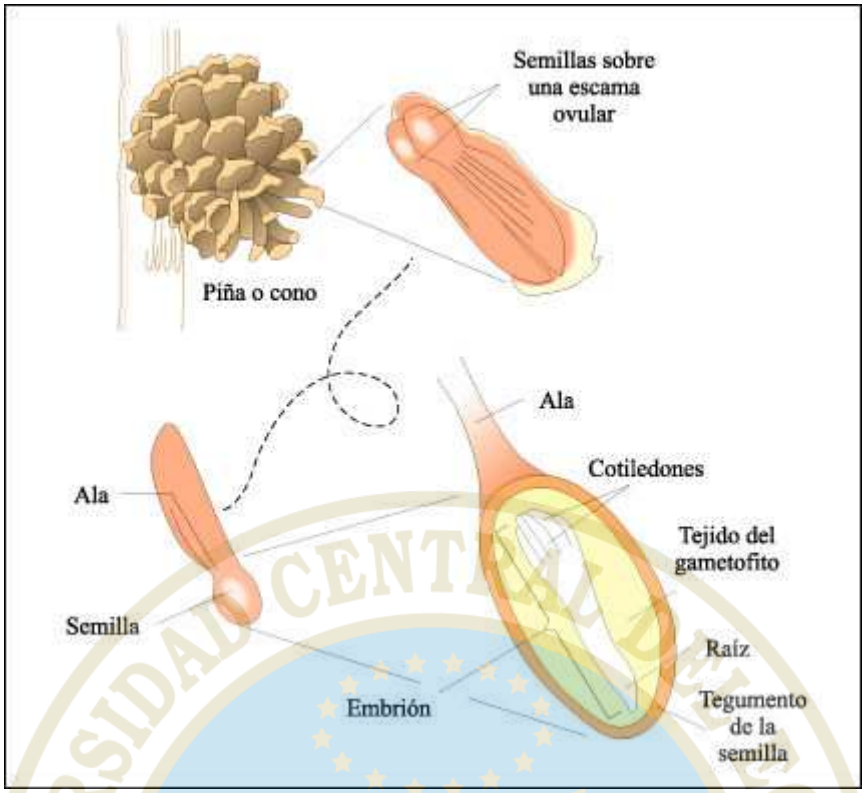
Conos masculinos del pino de Escocia (Pinus sylvestris), diseminando su polen.

Los granos de polen son gametofitos masculinos inmaduros que completan su maduración cuando alcanzan los óvulos incluidos en los conos femeninos. Allí producen tubos de polen que transportan los gametos masculinos inmóviles a las ovocélulas.



Cono femenino del pino de Escocia.

Los gametofitos femeninos se desarrollan en óvulos en la base de una escama del cono, y las ovocélulas son fecundadas allí. Cada escama contiene dos óvulos. Cuando las semillas maduran, caen del cono.



Semilla de pino.

Las capas externas, es decir, el tegumento del óvulo se han endurecido y forman una cubierta seminal que encierra al gametofito femenino y al embrión, que ahora consiste en una raíz embrionaria y varias hojas embrionarias, los cotiledones. Cuando la semilla germina, la raíz emergerá de la cubierta de la semilla y penetrará en el suelo. Cuando la raíz absorbe agua, los cotiledones fuertemente compactados se alargarán y se hincharán con la humedad, surgiendo por encima de la superficie del suelo sobre el tallo que se alarga y se desprenderán de la cubierta de la semilla. Durante este período, los cotiledones absorben nutrientes almacenados en el tejido del gametofito, que son esenciales para el desarrollo del embrión en una plántula.

Se cree que las angiospermas -plantas con semillas encerradas y protegidas- evolucionaron a partir de un grupo actualmente extinguido de gimnospermas. Aparecieron en el registro fósil § en abundancia durante el período Cretácico, hace unos 120 millones de años, cuando los dinosaurios estaban en su apogeo.

El momento en que se originaron las angiospermas es aún objeto de debate.

Las angiospermas tienen dos estructuras nuevas interrelacionadas, que las distinguen de todo el resto de las plantas: la flor y el fruto. Ambas estructuras están relacionadas con la reproducción y dispersión de las plantas.

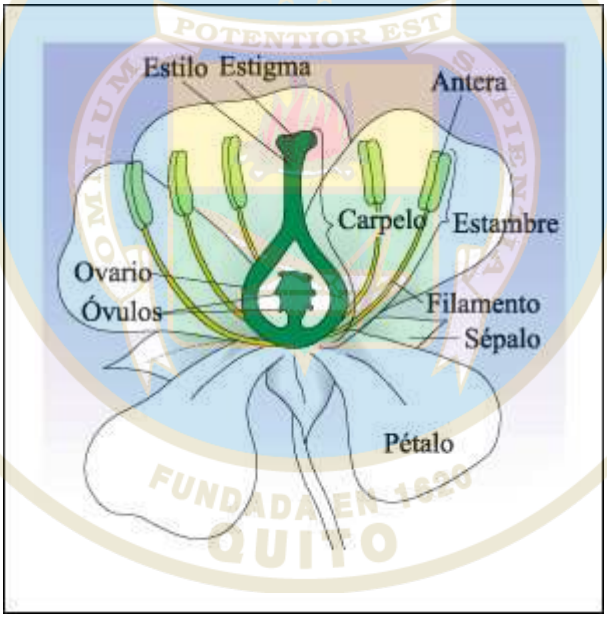
Se conocen aproximadamente 235.000 especies de angiospermas. Dominan las regiones tropicales y templadas del mundo, ocupando más del 90% de la superficie vegetal de la Tierra. En la actualidad, las angiospermas incluyen no sólo a las plantas con flores conspicuas, sino también a los grandes árboles de madera dura, a todos los frutales, hortalizas, hierbas, y a los granos y forrajes que son componentes básicos de la dieta humana y la base de la economía agrícola de todo el mundo. Estas plantas tremendamente diversas se clasifican en dos grandes

grupos: la clase de las monocotiledóneas y la clase de las dicotiledóneas. Entre las monocotiledóneas se encuentran plantas tan familiares como los pastos (gramíneas), lirios, iris, orquídeas, espadañas o totoras, y palmeras. Las dicotiledóneas incluyen muchas de las hierbas, casi todos los arbustos y árboles (excepto las coníferas) y muchas otras plantas.

Principales diferencias entre las monocotiledóneas y las dicotiledóneas

Características	Monocotiledóneas	Dicotiledón
Piezas florales	Habitualmente tres	Habitualmente cuatro o cinco
Granos de polen	Con un surco o poro	Con tres surcos o poros
Cotiledones ("hojas seminales")	Uno	Dos
Nervadura de las hojas	Haces vasculares principales, por lo general paralelos	Haces vasculares principales reticulados
Haces vasculares en el tallo joven	Dispersos	En un anillo
Crecimiento secundario (leñoso)	Ausente	Habitualmente presente

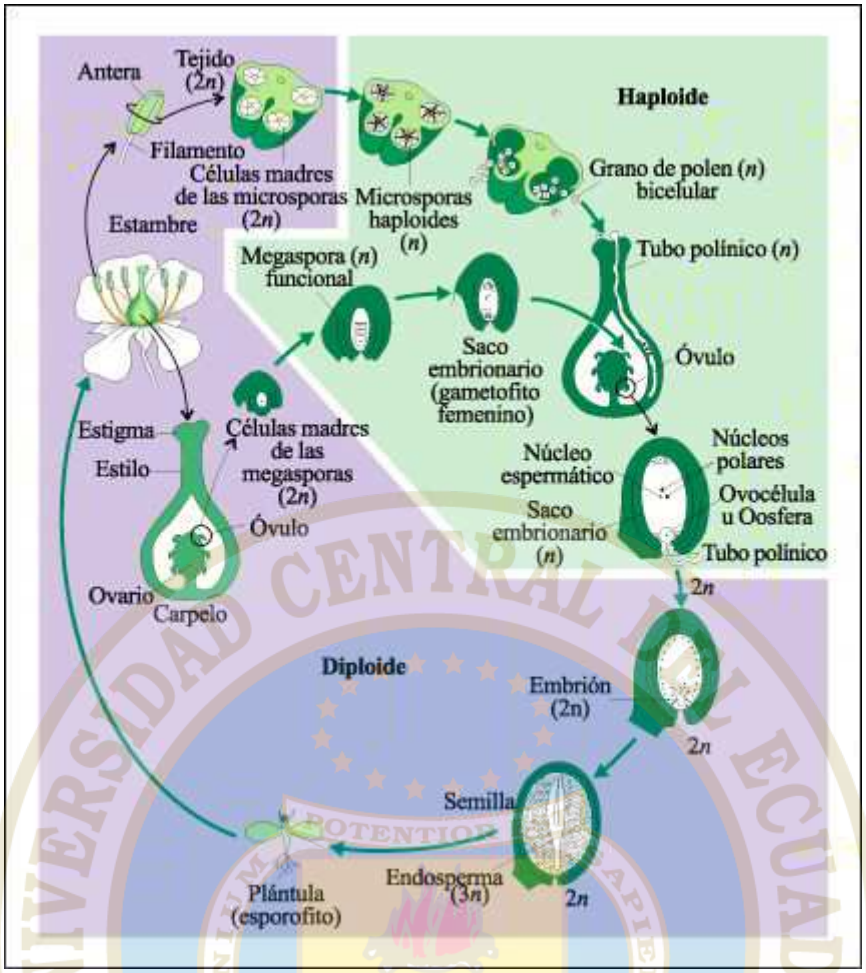
Las flores son estructuras reproductivas especializadas en las que se lleva a cabo la reproducción sexual. En las flores se forman las semillas y, a partir de éstas, se desarrollan los frutos



Estructura de una flor.

Algunas flores tienen solamente estructuras masculinas, otras solamente femeninas; se dice que tales flores son imperfectas. Una flor que posee estambres y carpelo, como ésta, se conoce como flor perfecta. Los pétalos y los sépalos, al igual que los estambres y el carpelo, son hojas modificadas.

Los granos de polen producidos en las anteras son usualmente transportados al estigma de otra flor, donde germinan, desarrollando tubos de polen que crecen a través del estilo hacia el óvulo.



Ciclo de vida de una angiosperma.

Durante el ciclo de vida de una angiosperma, dentro de la antera de la flor, las células madres de las microsporas se dividen meióticamente originando, cada una, cuatro microsporas haploides. El núcleo de cada microspora se divide luego mitóticamente y la microspora desarrolla un grano de polen bicelular, que es un gametofito masculino inmaduro. Una de las células se divide posteriormente otra vez, habitualmente después del desarrollo del tubo polínico, dando como resultado tres células haploides por grano de polen: dos gametos masculinos inmóviles y la célula generadora del tubo polínico.

Dentro del óvulo, una célula madre de la megaspora se divide meióticamente y forman cuatro megasporas haploides. Tres de las megasporas se desintegran; la cuarta se divide mitóticamente, da lugar a el saco embrionario -el gametofito femenino- que consiste en siete células con un total de ocho núcleos haploides (la célula central grande contiene dos núcleos, los núcleos polares). Una de las células más pequeñas, que contiene un solo núcleo haploide es la ovocélula. El polen germina sobre el estigma, produciendo un tubo de polen que crece a través del estilo hasta el ovario. El tubo de polen en crecimiento penetra en el óvulo a través de una pequeña abertura conocida como micrópilo. Los dos gametos masculinos inmóviles pasan a través del tubo al saco embrionario; el núcleo de un gameto masculino fecunda a la ovocélula. El otro se fusiona con los núcleos polares, formando una célula triploide (3n) que se desarrolla en un tejido nutritivo, el endosperma. El embrión pasa por sus primeras etapas de desarrollo mientras se encuentra aún dentro del ovario de la flor, el ovario mismo madura y se transforma

en fruto. La semilla, liberada del esporofito materno en estado latente, germina finalmente formando una plántula.

Las principales tendencias en la evolución de las flores incluyen la reducción y fusión de las piezas florales, un cambio en la posición del ovario con relación con las otras partes de la flor hacia una posición más protegida (inferior) y un cambio de la simetría radial a bilateral. Además de la flor y el fruto, un tercer factor en el éxito de las angiospermas fue la producción de sustancias químicas de mal sabor o tóxicas que desalientan las depredaciones por animales forrajeros.

El papel de las plantas

Las únicas formas de vida sobre la Tierra que no dependen de las plantas para su existencia son unos pocos tipos de procariotas y protistas autótrofos. Para todos los otros organismos terrestres, el cloroplasto de la célula vegetal es el "ojo de la aguja" a través del cual se canaliza la energía solar a la biosfera. Aun aquellos animales que comen sólo a otros animales, los carnívoros, no podrían existir si su presa, o la presa de sus presas, no se hubiera nutrido de plantas. Además, las plantas son los canales mediante los cuales muchas de las sustancias inorgánicas simples, esenciales para la vida, entran en la biosfera. El carbono, en forma de dióxido de carbono, es tomado de la atmósfera e incorporado a compuestos orgánicos mediante la fotosíntesis.

Los elementos tales como el nitrógeno y el azufre son tomados del suelo en forma de compuestos inorgánicos simples e incorporados a proteínas, vitaminas y otros compuestos orgánicos esenciales dentro de las células vegetales verdes. Los animales no pueden fabricar estos compuestos orgánicos a partir de materiales inorgánicos y, por lo tanto, dependen enteramente de las plantas para obtener estos compuestos, así como para su abastecimiento de energía.

Fue solamente después de que las plantas hubiesen invadido exitosamente la Tierra, que los miembros de varios diferentes grupos de animales pudieron, a su vez, llevar a cabo sus propias invasiones de este vasto nuevo ambiente. Tanto los invertebrados como los vertebrados experimentaron una gran diversificación cuando aprovecharon la variedad de hábitat y reservas alimenticias puestas a su disposición por las plantas.



Capítulo 31. El reino animal I: presentando a los invertebrados

Dadas las propiedades de los tejidos vivos y las características de nuestro planeta, particularmente la fuerza de gravedad y las propiedades físicas del agua y del aire, existen sólo unos pocas formas básicas por las que puede llevarse a cabo la

locomoción, la captura de alimento, la autodefensa y la coordinación. Durante la historia evolutiva, a medida que los animales sobrevivientes se adaptaron a nuevos ambientes, algunas formas básicas de vida se especializaron y condujeron a la enorme diversidad de detalles estructurales y funcionales que vemos actualmente. Paradójicamente, entonces, las características unificadoras del reino animal son también la clave de su diversidad.

Los animales, como las plantas, tienen su origen en los protistas; sin embargo, en el caso de los animales, poseemos pocas pistas acerca de los protistas de los cuales evolucionaron. Los animales modernos se clasifican en unos 30 phyla. Los criterios usados en la clasificación incluyen: el número de capas de tejido embrionario, el plan básico del cuerpo y la disposición de sus partes, la presencia o ausencia de cavidades corporales, y elpatrón de desarrollo desde el óvulo fecundado hasta el organismo adulto.

Las esponjas (phylum Porifera) son extremadamente simples y diferentes de todos los otros animales por lo que se clasifican en un subreino propio, el de los Parazoos ("al lado de los animales"). En efecto, hasta el siglo XIX, las esponjas se clasificaban como animales-planta ("zoófitos"), porque durante su vida adulta todas ellas son sésiles. Las esponjas son comunes en los fondos de los océanos de la mayor parte del mundo. La mayoría vive a lo largo de las costas, en aguas de escasa profundidad pero, algunas, como las frágiles esponjas vítreas, se encuentran a gran profundidad, donde las corrientes son relativamente lentas. Unos pocos tipos son de agua dulce.

Al igual que las esponjas, los miembros del phylum Mesozoa son tan diferentes del resto de los animales, que se los ubica en un subreino propio. Se conocen aproximadamente cincuenta especies de mesozoos. Son animales vermiformes, extremadamente simples, que viven como parásitos en el interior de una variedad de invertebrados marinos.

Los phyla Cnidaria y Ctenophora agrupan animales gelatinosos que, cuando alcanzan el estado adulto poseen generalmente simetría radial. En este tipo de simetría, las partes del cuerpo se disponen alrededor de un eje, como los rayos en torno al centro de una rueda. Cualquier plano que pase por el eje, divide el cuerpo en dos partes iguales.

Todos los animales restantes, incluido el hombre, tienen simetría bilateral. Las excepciones aparentes, tales como los equinodermos -que tienen simetría radial cuando son adultos- pasan a través de un estado bilateral durante su desarrollo. En los animales con simetría bilateral , el cuerpo se organiza a lo largo de un eje longitudinal: la mitad derecha es una imagen especular aproximada de la mitad izquierda. La simetría bilateral hace más fácil la locomoción que la simetría radial, que es característica de animales con movimientos lentos o sedentarios.

Los gusanos planos son los animales de simetría bilateral más simples; presentan tres capas germinales bien definidas. Además, dos o más tipos de tejidos pueden combinarse y formar órganos. Así, en tanto las esponjas están constituidas por la agregación de células y los cnidarios se limitan principalmente al nivel de organización tisular, puede decirse que los gusanos planos representan el nivel de órganos.

Otros acelomados incluyen a los gusanos marinos diminutos del phylum Gnasthostomulida y a los gusanos cinta del phylum Rhynchocoela. Los gusanos cinta, caracterizados por un par único de mandíbulas duras, de las cuales deriva su nombre (del griego gnathos, "mandíbula" más stoma, "boca"), son los animales

más primitivos provistos de un tubo digestivo unidireccional (boca a ano) y un sistema circulatorio. El filum Rhynchocoela está formado por aproximadamente 900 especies de gusanos acelomados, llamados comúnmente gusanos cinta o nemertinos.

Nueve phyla de animales tienen planes del cuerpo basados en el seudoceloma, una cavidad llena de fluido que se desarrolla entre el endodermo y el mesodermo. El seudoceloma funciona como un esqueleto hidrostático firme y permite a estos animales moverse más eficientemente que los cnidarios o los gusanos acelomados.

La diversidad de los animales

Entre el 1,5 millón o más de especies animales que han sido descriptas, hay una adaptación a muchas formas distintas de vida, como resultado de un proceso de millones de años.

En los patrones de reproducción ha ocurrido una diversificación similar, que suministró mecanismos no sólo para la recombinación génica, sino también para la dispersión en el hábitat y su correspondiente explotación. Aunque la reproducción sexual es el patrón usual en los animales, muchos tipos diferentes de animales son también capaces de una rápida reproducción asexual.

La mayoría de los animales son diploides, y los gametos son los únicos representantes de la fase haploide del ciclo de vida. En la forma más primitiva y más simple de la reproducción sexual, los espermatozoides y los óvulos producidos por diferentes individuos son liberados en el agua, donde se unen. Aunque la fecundación externa fue conservada en muchos animales, también surgió una variedad de diferentes métodos de fecundación interna. Las larvas, formas inmaduras o características de los ciclos de vida de muchos diferentes tipos de animales, representan una versatilidad adicional, en lo que se refiere a la búsqueda del alimento y la dispersión.

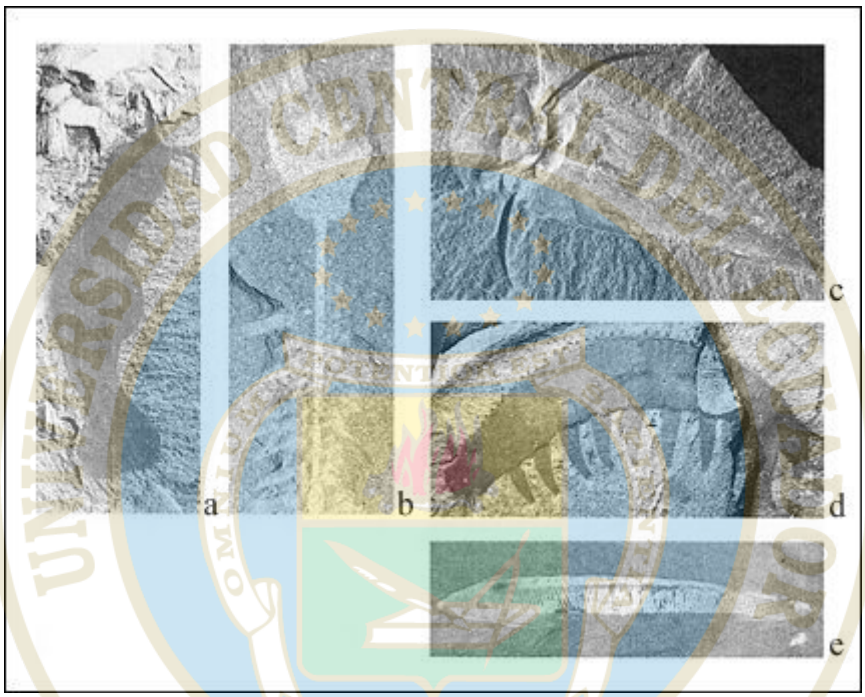
Origen y clasificación de los animales

Cuando en el Cámbrico (hace 550 millones de años) comenzaron a fragmentarse los continentes, la diversidad aumentó hasta niveles sin precedentes.Ese período se caracteriza por la aparición de una gran variedad de animales, una "explosión" de vida pluricelular. Además de la aparición de las ramas de los metazoos conocidos actualmente (anélidos, moluscos, equinodermos, artrópodos y cordados) se originaron conjuntamente toda una serie de formas animales "raras", muy diferentes a los grupos actuales, cuya existencia fue de corta duración. Sólo unas pocas formas sobrevivieron y son, probablemente, los antecesores de los grupos actuales.

Durante la explosión cámbrica aparecieron, por lo tanto, todos los "planes básicos" de los animales actuales. Las primeras evidencias de vida animal las proporcionan los animales fosilizados, encontrados en gran abundancia en los cerros de Ediacara, Australia, y en un afloramiento rocoso conocido como Burgess Shale, en las Montañas Rocosas del Canadá. Los animales de Ediacara, que surgieron hace unos 670 millones de años y florecieron durante aproximadamente 100 millones de años, eran, en su mayoría, de cuerpo enteramente blando y planos, aunque también se han encontrado pequeños tubos de carbonato de calcio, probablemente secretados por animales que vivieron adentro.

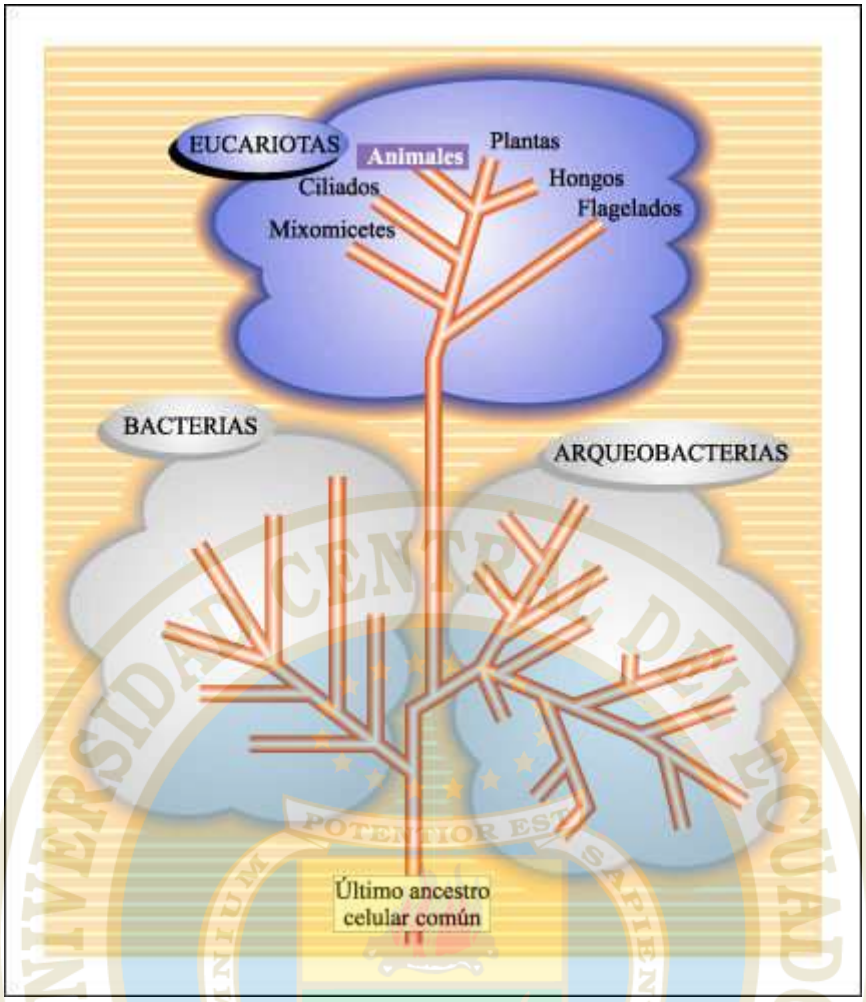
La fauna de Burguess Shale, perteneciente al Cámbrico, contenía una gran gama de "experimentos anatómicos". Muchos artrópodos de Burguess Shale son formas extinguidas, con diseños ahora perdidos. Otros, en cambio, han dado origen a los cuatro grupos de artrópodos actuales (miriápodos, arácnidos, crustáceos, insectos). Los trilobites, organismos actualmente extinguidos, fueron uno de los representantes de aquella fauna. Algunos autores los consideran los antecesores acuáticos de todos los artrópodos actuales. Sin embargo, estudios recientes proponen que sólo los crustáceos y los insectos compartirían un origen común mientras que los miriápodos tendrían un origen independiente.

Aparentemente, en aquella antigua fauna de Burguess Shale vivió el antecesor de los cordados, dado que se encontraron fósiles, como pikaia, que tenía un tubo dorsal, la notocorda que es reemplazada por la columna vertebral.

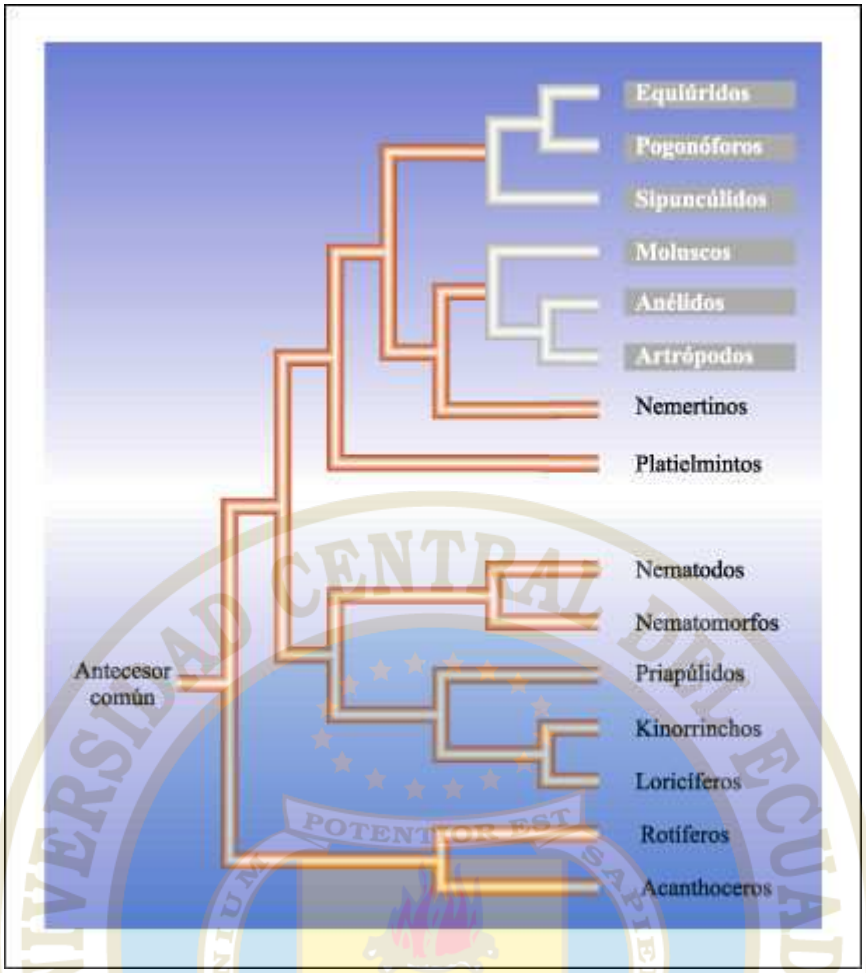


Algunos animales del Burgess Shale.

a) Amiskwia, un gusano gelatinoso con aletas prominentes y b) Dinomischus, un animal pedunculado, representantes de phyla conocidos solamente en el periodo Cámbrico. Los miembros de phyla actuales incluyen c) Hyolithes, un molusco que se distingue por una concha en forma de cono y con un casquete protector; d) Aysheaia , un onicóforo y e) Pikaia, un cordado primitivo identificado fácilmente por la varilla rígida -o notocorda- que corre a lo largo de su cuerpo, y por el patrón segmentado de sus músculos. Este espécimen tiene 4 centímetros de largo.



Esquema global de las relaciones evolutivas de los seres vivos.



Relaciones evolutivas entre los principales grupos de animales, de acuerdo con algunas hipótesis.

Resumen de la clasificación de los animales

I. Subreino Parazoa: phylum Porifera

II. Subreino Mesozoa: phylum Mesozoa

III. Subreino Eumetazoa

A. Animales con simetría radial: phyla Cnidaria y Ctenophora
B. Animales con simetría bilateral:

a. Acelomados (animales que carecen de cavidad corporal): phyla Platyhelminthes, Gnathostomulida y Rhynchocoela. b. Seudocelomados (animales con el tipo de cavidad corporal conocida como seudoceloma): phyla Nematoda, Nematomorpha, Acanthocephala, Kinorhyncha, Gastrotrichia, Loricifera, Rotifera, Priapulida y Entoprocta. c. Celomados (animales con el tipo de cavidad corporal conocida como celoma).

a. Protostomos (animales en los cuales la boca aparece en o cerca de la primera abertura que se forma en el embrión en desarrollo): phyla Mollusca, Annelida, Sipuncula, Echiura, Pogonophora, Pentastomida, Tardigrada, Onychophora y Arthropoda.

b. Lofoforados (protostomos pero con algunas características de deuteróstomos): phyla Brachiopoda, Phoronida y Bryozoa.
c. Deuteróstomos (animales en los que el ano aparece en o cerca de la primera abertura que se forma en el embrión en desarrollo): phyla Echinodermata, Chaetognata, Hemichordata y Chordata.

Phylum porifera: esponjas

Las esponjas parecen haber tenido un origen distinto al resto del reino animal y haber transitado por una ruta evolutiva solitaria.

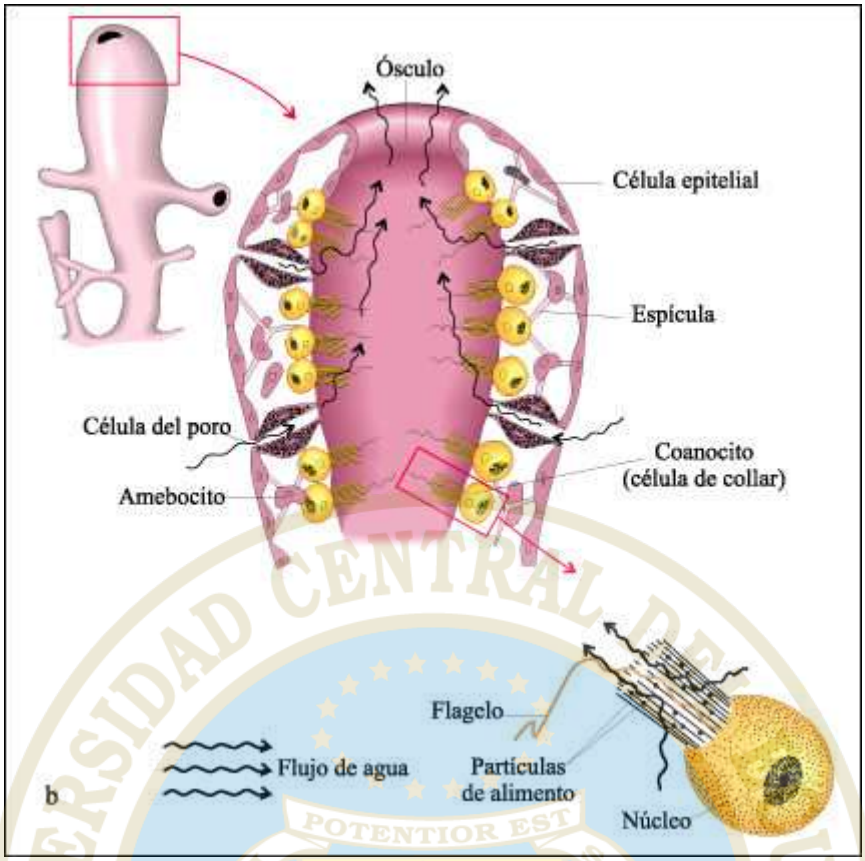
Una esponja es esencialmente un sistema filtrador de agua, constituido por una o más cámaras a través de las cuales el agua es impulsada por acción de numerosas células flageladas. Las esponjas están constituidas por un número relativamente pequeño de tipos celulares, el más característico de los cuales es el de los coanocitos, o células con collar; son células flageladas que tapizan la cavidad interior de la esponja.

Las aproximadamente 9.000 especies de esponjas se agrupan en cuatro clases, de acuerdo con su estructura esquelética, que le sirve para protección, rigidez y sostén. En la clase Calcárea, el esqueleto está formado por espículas individuales de carbonato de calcio. Los miembros de la clase Hexactinellida -las esponjas vítreas- tienen espículas silíceas, fusionadas en un retículo continuo. La clase más grande, Demospongiae, tiene espículas de sílice no fusionada, o de una proteína dura semejante a la queratina conocida como esponjina, o una combinación de ambas. Los miembros de la cuarta clase, la más pequeña, Esclerospongiae, tienen esqueletos que contienen los tres tipos de materiales: carbonato de calcio, sílice y esponjina.



Una esponja tubular púrpura.

Los pigmentos en el interior de las células de la esponja de la figura anterior son los responsables de su color brillante.



El cuerpo de una esponja simple.

El cuerpo de una esponja simple contiene poros diminutos, de donde el phyla deriva su nombre. El agua con partículas de alimento es llevada a la cavidad interna de la esponja a través de estos poros y es expulsada por los ósculos. El agua se desplaza, dentro de la esponja, por el efecto de las corrientes locales y por el batir de los coanocitos. El collar de cada coanocito está constituido por aproximadamente 20 filamentos retráctiles y rodea al único flagelo, cuyos latigazos envían una corriente de agua a través de los filamentos. Las partículas diminutas son filtradas, se adhieren a uno o más filamentos y luego son conducidas al interior de la célula para su digestión. Una esponja de 10 centímetros de altura filtra más de 20 litros de agua por día. Una esponja representa un nivel de organización intermedio entre una colonia de células y un organismo multicelular auténtico. Las células no están organizadas en tejidos o en órganos, pero entre ellas existe algún tipo de reconocimiento celular que las cohesiona y las mantiene organizadas. La superficie externa de una esponja está revestida de células epiteliales, algunas de las cuales se contraen en respuesta al tacto o a sustancias químicas irritantes; al hacerlo, se cierran los poros y canales. Cada célula actúa, no obstante, como un individuo, y existe poca coordinación entre ellas. Entre las células epiteliales y los coanocitos hay una capa intermedia gelatinosa, en la cual están los amebocitos, células ameboides que cumplen diferentes funciones. Los amebocitos desempeñan varios papeles en la reproducción, secretan el esqueleto de espículas inorgánicas o de fibras orgánicas y, lo más importante, llevan partículas de alimento desde los coanocitos a las células epiteliales y a otras células que no intervienen en la alimentación. Todos los procesos digestivos de las esponjas se realizan dentro de células individuales.

La reproducción asexual uede producirse por fragmentos que se separan del animal paterno o por gémulas -conjuntos de amebocitos dentro de una capa externa

protectora-. La reproducción sexual de las esponjas es altamente especializada. Los gametos derivan de amebocitos de gran tamaño, pero se ha visto que los coanocitos también pueden formar gametas. Los espermatozoides, similares a los de otros animales, son llevados por corrientes de agua fuera del ósculo de una esponja hacia la cavidad interior de otra esponja. Allí son fagocitados por coanocitos y transferidos a amebocitos, que luego los transportan a los óvulos maduros. Este método de fecundación interna es único entre los animales. La mayoría de las esponjas proporcionan "cuidados maternos", ya que retienen al individuo joven durante las etapas tempranas de su desarrollo. La esponja embrionaria desarrolla una larva flagelada nadadora de vida libre que, después de pasar poco tiempo en el plancton, se establece en un sitio apropiado y se desarrolla como esponja adulta. La mayoría de las esponjas son hermafroditas. Esta es una gran ventaja para los animales que tienen poca o ninguna movilidad.

Phylum mesozoa: mesozoos

Se conocen aproximadamente cincuenta especies de mesozoos. Son animales vermiformes, extremadamente simples, que viven como parásitos en el interior de una variedad de invertebrados marinos. Las veinte o treinta células que constituyen el cuerpo de un mesozoo están organizadas en dos capas: una masa de células reproductoras rodeada por una sola capa de células ciliadas. No tienen órganos o cavidades corporales de ningún tipo.

Como su nombre sugiere ("animales intermedios"), los mesozoos pueden ser formas primitivas de transición entre los protistas y los animales multicelulares. Algunos especialistas creen, sin embargo, que derivan de gusanos aplanados (phylum Platyhelminthes) que viven en forma parásita y se han simplificado.

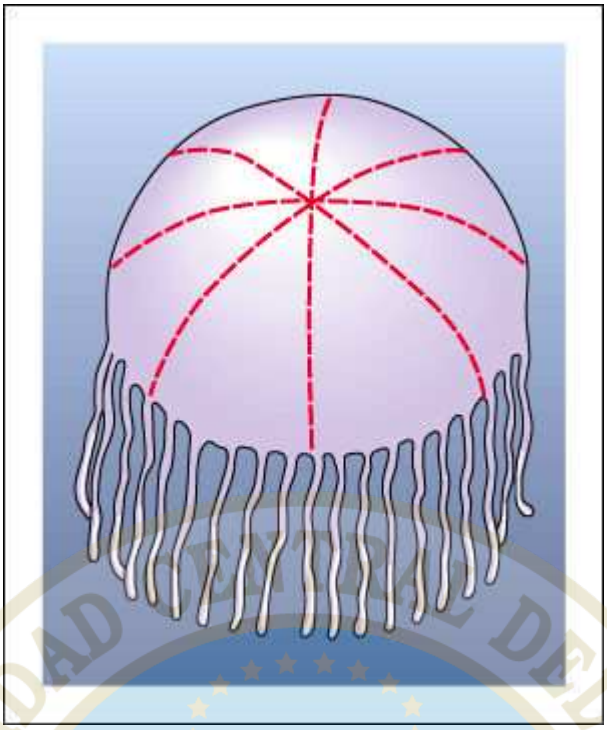
Animales de simetría radial

El phylum Cnidaria incluye a las medusas, anémonas de mar y corales y el phylum Ctenophora a las nueces de mar. Ambos phyla agrupan animales gelatinosos que, cuando alcanzan el estado adulto, poseen generalmente simetría radial.

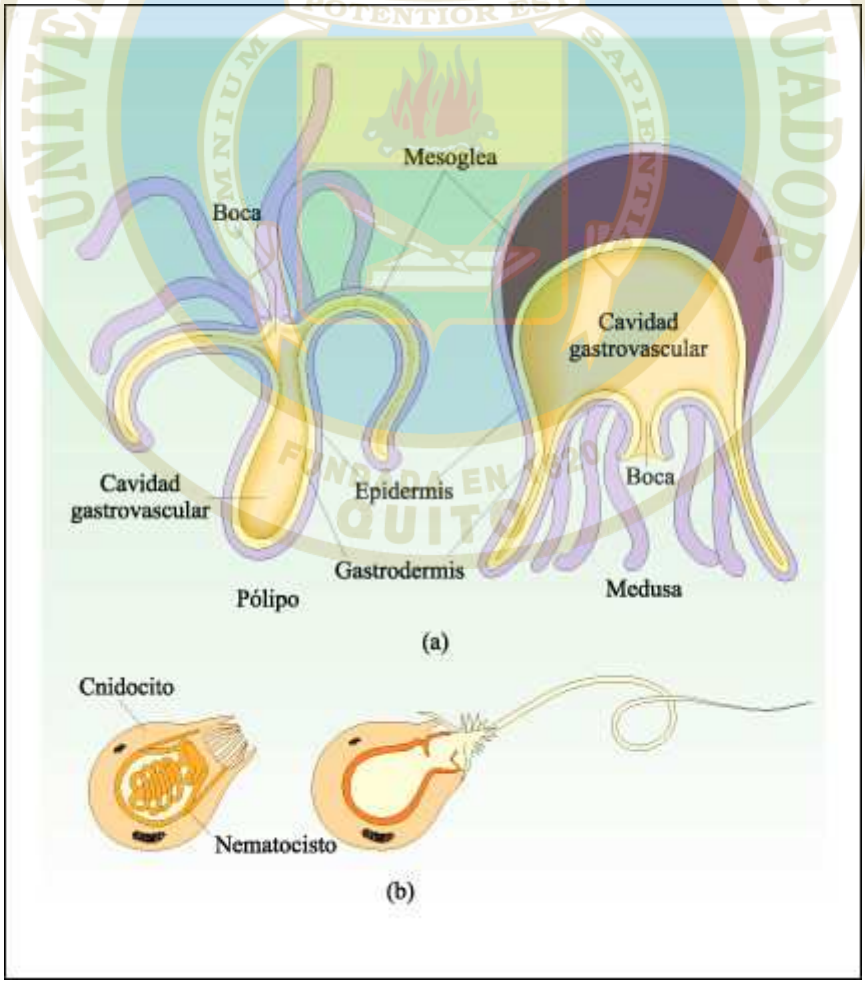
En los organismos con simetría radial, cualquier plano que pase a través del eje central del animal divide su cuerpo en mitades iguales.

Los animales del phylum Cnidaria y del phylum Ctenophora comparten tres características principales: 1) simetría radial; 2) una cavidad gastrovascular, en la que el alimento se digiere parcialmente de un modo extracelular y en donde circula agua portadora de oxígeno; y 3) un plan corporal de dos capas de tejido, la epidermis y la gastrodermis, que están separadas por una sustancia gelatinosa no celular, la mesoglea.

El phylum Cnidaria se distinguen de todos los otros animales por sus células punzantes especiales, los cnidocitos. Las nueces de mar del phylum Ctenophora se caracterizan por presentar unas láminas que forman hileras de cilios fusionados con aspecto de peines membranas, dispuestas en ocho filas sobre la superficie del cuerpo. Los cnidarios adultos pueden adoptar la forma de pólipos o medusas; en muchas especies, el ciclo de vida incluye un pólipo que se reproduce asexualmente, una medusa que se reproduce sexualmente y una larva plánula ciliada. Los cnidarios tienen un sistema nervioso simple que coordina los movimientos del animal, una variedad de células sensoriales y dos tipos de órganos sensoriales especializados: los estatocistos y los ocelos.



Los cnidarios tienen simetría radial.

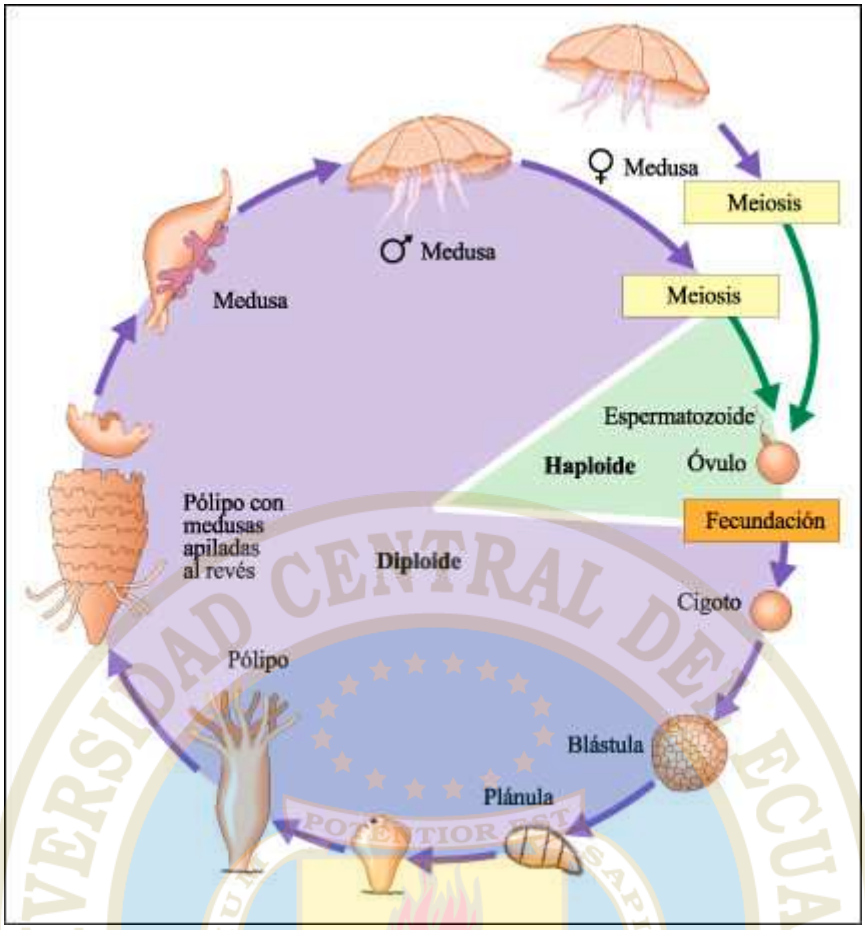


Formas corporales básicas de los cnidarios.

a) Entre los cnidarios hay dos formas corporales básicas: el pólipo en forma de vasija (a la izquierda) y la medusa en forma de cuenco (a la derecha). La cavidad gastrovascular tiene una sola abertura. El cuerpo del cnidario tiene dos capas de tejido, la epidermis y la gastrodermis (del griego epi, "sobre" o "encima" y gaster, "estómago"; derma, "piel"), con una mesoglea (que es una substancia viscosa) entre ambas. b) Los cnidocitos -células especializadas situadas en los tentáculos y en la pared del cuerpo- son un rasgo distintivo de los cnidarios. Un cnidocito contiene un nematocisto, formado por una cápsula con un tubo espiralado en su interior. Una suerte de gatillo en el cnidocito, en respuesta a un estímulo químico o mecánico, hace que el tubo se evagine como se muestra en la figura. Los filamentos tubulares de los nematocistos pueden ser venenosos, pegajosos o estar provistos de púas que paralizan, enlazan o detienen a las presas. La toxina, aparentemente, produce parálisis porque ataca las lipoproteínas de las membranas de las células nerviosas de la presa. Los nematocistos sólo aparecen en este phylum, pero existen algunas excepciones interesantes. La cápsula es obligada a abrirse y el tubo se evierte. El cnidocito no puede ser "recargado"; se reabsorbe y crece una célula nueva en su reemplazo.

El ciclo de vida de los cnidarios se caracteriza por una forma larval, conocida como plánula, que es un organismo pequeño, ciliado y de vida libre. Después de esta etapa larval, algunos cnidarios alternan la forma pólipo y medusa en su ciclo de vida.

Los espermatozoides y los óvulos son liberados por las medusas adultas en el agua circundante. Ocurre la fecundación y el cigoto resultante desarrolla primero una esfera hueca de células -la blástula- que luego se alarga y se transforma en una larva ciliada, llamada plánula. Después de la dispersión, la plánula se establece en el fondo, y desarrolla una boca y tentáculos, transformándose así en el estado pólipo. El cuerpo del pólipo crece y, a medida que lo hace, comienza a formar medusas apiladas unas sobre otras como pequeños platillos. En una fase de reproducción asexual rápida, éstos se desprenden uno tras otro y crecen hasta formar una medusa de tamaño completo.



El ciclo de vida del cnidario Aurelia

En los ctenóforos, la reproducción es sexual y todos los individuos son hermafroditas. Los óvulos fecundados desarrollan larvas que nadan libres y gradualmente se transforman en la forma adulta.En los ctenóforos, la reproducción es sexual y todos los individuos son hermafroditas. Los óvulos fecundados desarrollan larvas que nadan libres y gradualmente se transforman en la forma adulta.

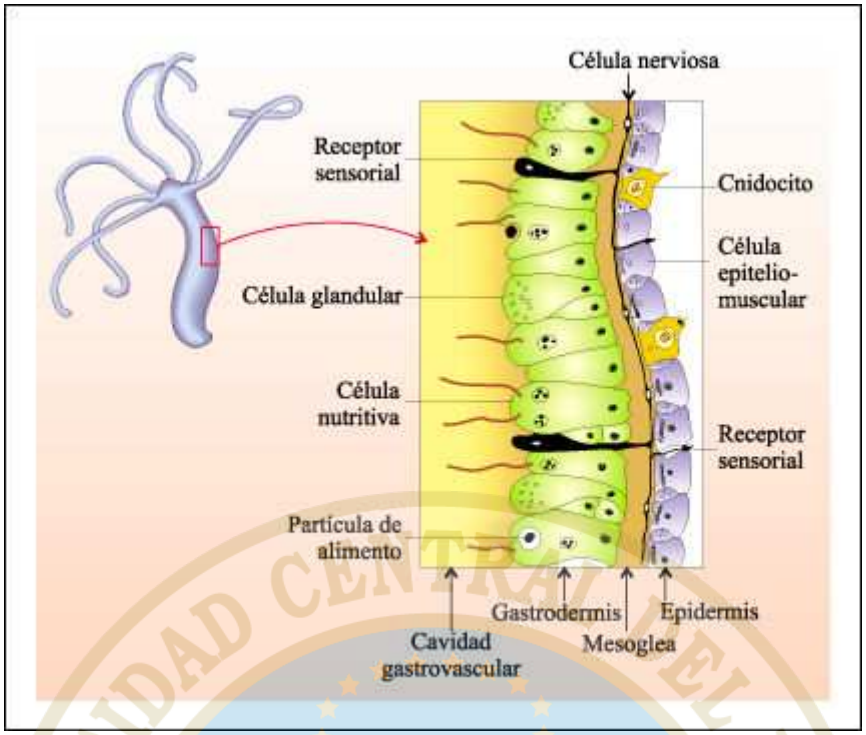


Mnemiopsis leidyi, un ctenóforo común en las costas del Atlántico.

En los adultos de Mnemiopsis y géneros relacionados, los dos tentáculos largos que caracterizan a otros ctenóforos están muy reducidos en tamaño. Los lóbulos bucales musculares y los tentáculos cortos que rodean la boca actúan juntos y así logran capturar y enviar los organismos apresados a la cavidad gastrovascular.

Las aproximadamente 9.000 especies de cnidarios se agrupan en tres clases principales: Hydrozoa (Hidrozoos), cuya forma dominante es el pólipo; Scyphozoa (Escifozoos) en la que predomina la fase medusa y Anthozoa (Antozoos), que incluye a las anémonas de mar y a los corales de los arrecifes, y presenta sólo la forma de pólipo.

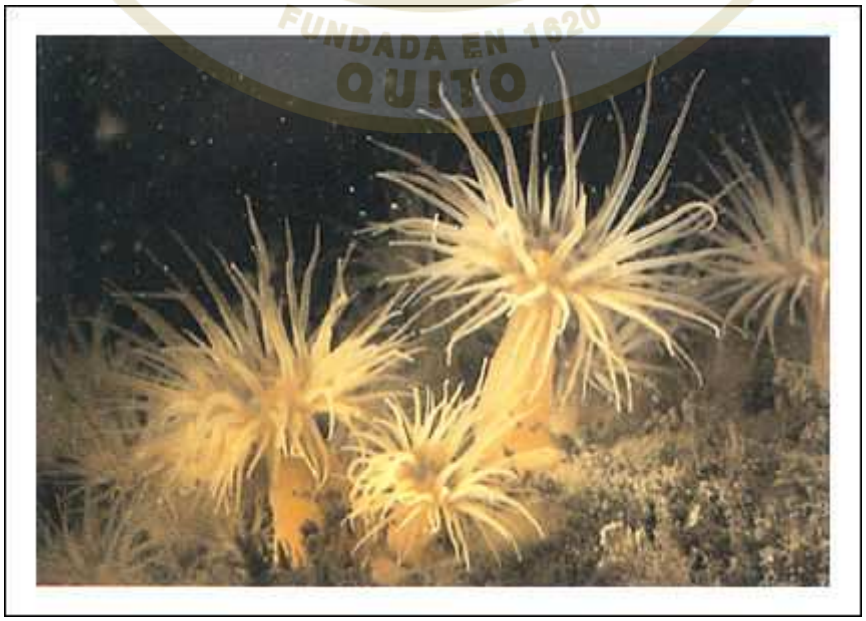
Entre los cnidarios más minuciosamente estudiados se encuentra la Hydra, un organismo de forma pequeña y común en agua dulce.



La estructura de la pared corporal de la Hydra.

La capa externa de células -la epidermis- cumple funciones de protección, mientras que la capa interna -la gastrodermis- desempeña la función digestiva. Un tipo de célula digestiva, la célula glandular, secreta las enzimas digestivas que se vierten en la cavidad gastrovascular. Las células glandulares también pueden producir una burbuja de gas, que le permite al animal flotar en la superficie. El otro tipo de célula digestiva -la célula nutritiva- usa sus flagelos para mezclar el alimento cuando está siendo procesado y luego extiende seudópodos que recolectan las partículas de alimento que serán digeridas posteriormente.

Los antozoos ("animales flores"), las anémonas marinas y los corales, son cnidarios que no presentan estado de medusa.



Anémonas fantasmas.

En las anémonas fantasmas, la apariencia de flor es engañosa. Las anémonas marinas son animales carnívoros, que pertenecen a una clase de cnidarios que, al igual que la Hydra, han suprimido el estado medusa. Igual que en otros cnidarios, sus tentáculos están equipados con nematocistos urticantes. Los tentáculos llevan alimento a la cavidad gastrovascular, que está dividida longitudinalmente por tabiques.

Animales con simetría bilateral: introducción

En los animales con simetría bilateral, el cuerpo se organiza a lo largo de un eje longitudinal: la mitad derecha es una imagen especular aproximada de la mitad izquierda.

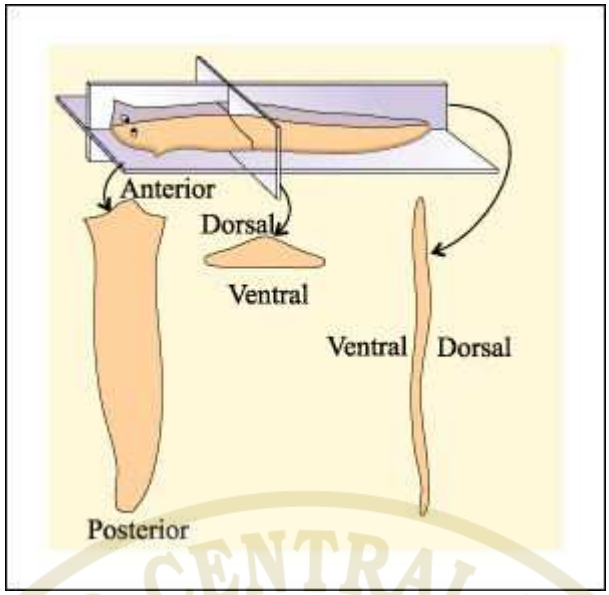
La simetría bilateral hace más fácil la locomoción que la simetría radial, que es característica de animales con movimientos lentos o sedentarios.

Un animal con simetría bilateral tiene también diferenciadas una parte superior y una inferior o, en términos más precisos, un lado dorsal y uno ventral.Estos términos se aplican incluso cuando el organismo esté invertido cabeza abajo o, como en la especie humana, que se encuentre de pie, en cuyo caso dorsal significa atrás y ventral significa delante. La mayoría de los organismos bilaterales también tienen extremos distintos: "cabeza" y "cola" diferenciadas, que son los extremos anterior y posterior. El hecho de poseer un extremo que avance primero es característico de los animales que se mueven activamente.

En estos animales, muchas de las células sensoriales se concentran en el extremo anterior, lo que permite al animal investigar una zona antes de entrar en ella. Junto con la concentración de las células sensoriales se observa un agregado de células nerviosas que, dispuestas de una forma particular, forman ganglios, precursores del cerebro. Las estructuras útiles para capturar e ingerir a las presas están asimismo ubicadas generalmente en la región anterior del animal, en tanto que las estructuras digestivas, excretoras y reproductoras tienden a estar situadas hacia la región posterior.La concentración de las células sensoriales y nerviosas, y de las estructuras asociadas con la captación del alimento, en el extremo anterior de un animal, se conoce como cefalización.

En un organismo de simetría bilateral, como la planaria de la figura, las mitades derecha e izquierda del cuerpo son imágenes especulares una de otra.

Las superficies superior e inferior (o posterior y anterior, en el hombre) se conocen como dorsal y ventral. El extremo que inicia la marcha primero se llama anterior y el que cierra la marcha es el posterior.

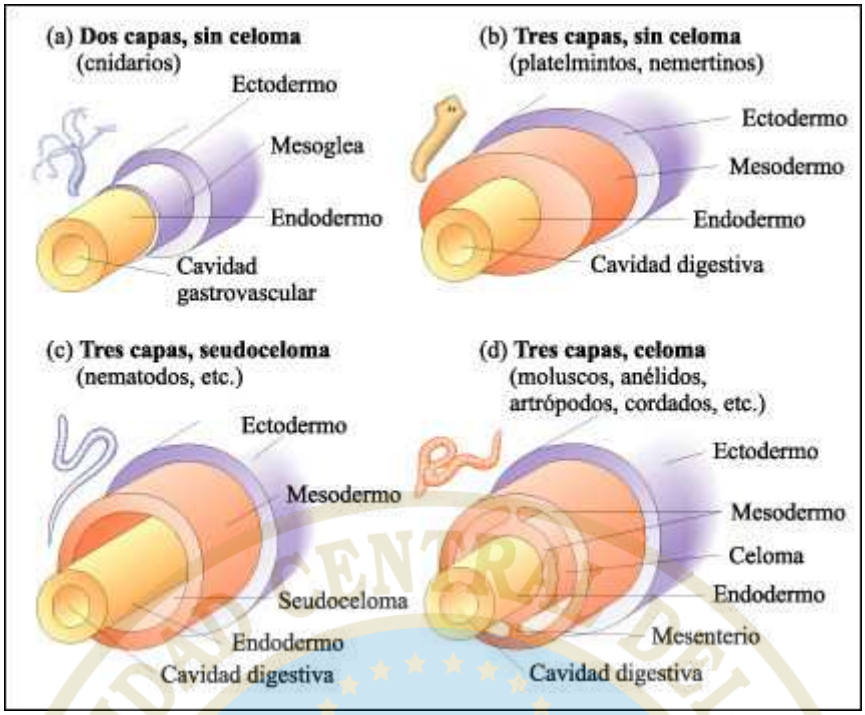


Organismo de simetría bilateral.

Los animales bilaterales son todos triblásticos, es decir, tienen tres capas de tejido embrionario. Entre el ectodermo y el endodermo, se ubica una tercera capa de células, el mesodermo. Estas tres capas pueden detectarse muy tempranamente en el desarrollo de los animales bilaterales y dan origen a los distintos tejidos especializados del animal adulto. Por ello, se conocen como "capas germinales". Del ectodermo derivan los tejidos de revestimiento y nervioso; del endodermo, los órganos digestivos; y la musculatura; la mayoría de las partes restantes del cuerpo proceden del mesodermo. Este patrón general tiene un sentido funcional.

Las células sensoriales y nerviosas se diferencian de la capa externa, el ectodermo, donde pueden ser captados los estímulos del medio. De modo semejante, las estructuras digestivas se diferencian en la capa interna, el endodermo, que rodea a la cavidad que contiene el alimento. En los animales más complejos, hay estructuras que permiten la locomoción, el transporte interno, la excreción y la reproducción, a partir de la "nueva" capa media, el mesodermo.

Los animales triblásticos pueden agruparse en tres categorías, según esté presente o ausente una cavidad del cuerpo -el celoma- además de la cavidad digestiva.



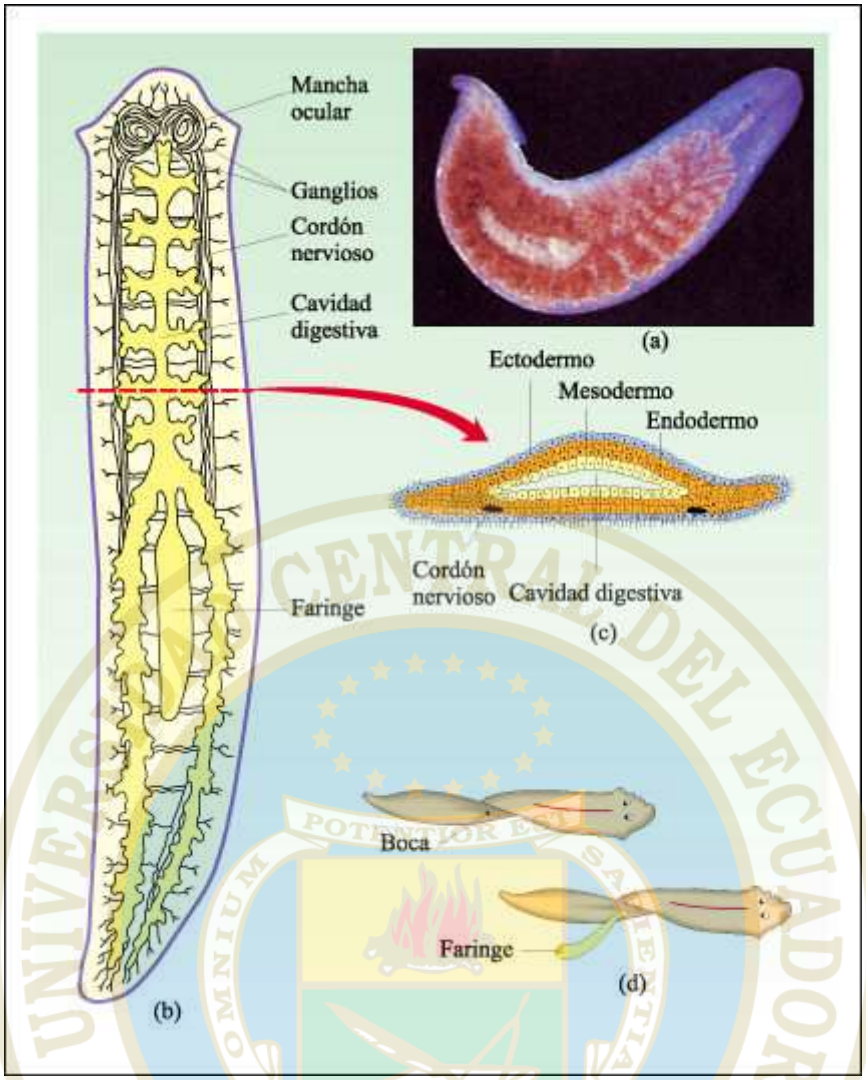
Disposiciones básicas de las capas tisulares de los animales, mostradas en corte transversal.

a) Un cuerpo que consiste en dos capas de tejido solamente, es característico de los cnidarios y de los ctenóforos. b) Los acelomados -como los gusanos planos y los gusanos cinta- tienen cuerpos de tres capas, y éstas se encuentran íntimamente adosadas. c) Los seudocelomados -como los nematodos- tienen cuerpos de tres capas en los cuales se desarrolla un seudoceloma entre el endodermo y el mesodermo. d) Los celomados (moluscos, anélidos y la mayoría de los otros animales, incluso los vertebrados) tienen cuerpos que tienen tres capas con una cavidad, el celoma, que se desarrolla dentro de la capa media (o mesodermo). Los mesenterios mesodérmicos tienen suspendido el intestino dentro de la pared del cuerpo.

Phylum Platyhelminthes (Platielmintos): gusanos planos

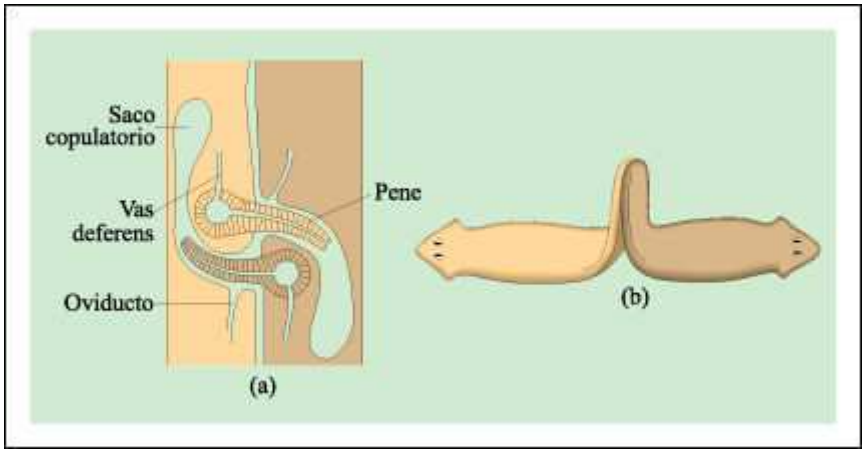
Los gusanos planos son los animales de simetría bilateral más simples; presentan tres capas germinales bien definidas. Además, dos o más tipos de tejidos pueden combinarse y formar órganos. Así, en tanto las esponjas están constituidas por la agregación de células y los cnidarios se limitan principalmente al nivel de organización de tejidos, puede decirse que los gusanos planos representan el nivel de órganos.

Los gusanos planos, phylum Platyhelminthes, se caracterizan por tener un cuerpo aplanado, un sistema digestivo ramificado provisto de una sola abertura, y un sistema excretor que contiene células flamígeras cuya función es, principalmente, mantener el balance de agua. Presentan ocelos, así como células sensoriales sensibles al tacto y a varias sustancias químicas. Las células nerviosas están organizadas en cordones longitudinales. Los gusanos planos pueden ser de vida libre (clase Turbellaria) o parásitos (clases Trematoda y Cestoda).



Un gusano plano: la planaria de agua dulce.

a) La planaria de agua dulce. b) Sistema nervioso de una planaria. Nótese que algunas de las fibras se encuentran agregadas en dos cordones, uno a cada lado del cuerpo. Las agrupaciones de células nerviosas en la cabeza -conocidas como ganglios- son los precursores del cerebro. Los ganglios están vinculados con ocelos sensibles a la luz. c) Las planarias, animales acelomados, tienen tres capas de tejidos corporales, derivados de las tres capas germinales. La única cavidad corporal es la cavidad digestiva. d) La planaria, que es carnívora, se alimenta por medio de su faringe extensible.



Reproduccíón en las planarias.

a) Las planarias tienen estructuras reproductoras femeninas y masculinas y el apareamiento implica un intercambio mutuo de espermatozoides. El pene erecto de cada miembro de la pareja se inserta en el saco copulatorio del otro. El vas deferens es un conducto que va desde los testículos, donde se producen los espermatozoides por meiosis, al pene. b) Dos planarias copulando. Las planarias también se pueden reproducir asexualmente, por fragmentación o por fisión del cuerpo.

Se supone que todos los parásitos, incluyendo a los gusanos planos parásitos, se han originado de formas de vida libre que han perdido ciertos tejidos y órganos (tales como la cavidad digestiva), como un efecto secundario de su existencia parásita y que han surgido adaptaciones a esa forma de vida. Estas adaptaciones frecuentemente incluyen un ciclo de vida complejo que involucra a dos o más hospedadores.



Dipylidium caninum, una tenia común de perros y gatos.

Las tenias son parásitos intestinales que carecen de sistema digestivo propio. Se agarran por medio de ganchos de la cabeza.



Fotomicrografía de Taenia pisiformis, otra tenia común de los perros.

Taenia pisiformis está equipada con ganchos y ventosas. Absorben moléculas de alimento (digeridos por sus hospedadores) a través de sus paredes corporales.



Cuerpo de la tenia.

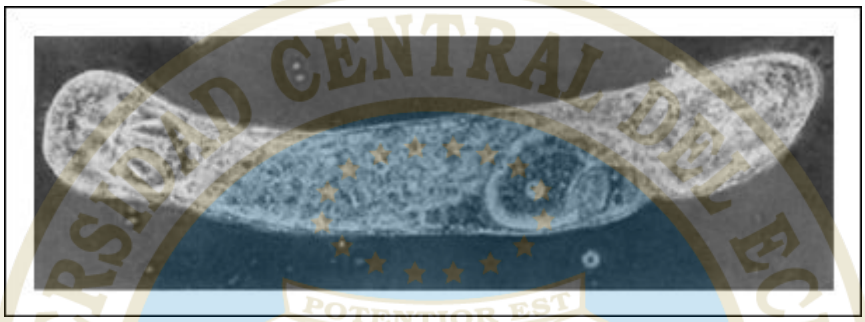
En el cuerpo, de la tenia, detrás de la cabeza, se diferencian segmentos conocidos como proglótides. En esos proglótides maduros de Taenia pisiformis, las áreas oscuras son las estructuras reproductoras; la abertura es el poro genital. Cada proglótide es una unidad hermafrodita, en la cual se producen espermatozoides y óvulos. Los proglótides se sueltan cuando están maduros. Típicamente, poseen dos

hospedadores, en el primero, un invertebrado, forman larvas, y en el segundo, un vertebrado, forman adultos.

Otros acelomados

Los animales pertenecientes al Phylum Gnathostomulida (Gnatostomúlidos) son acelomados. Son abundantes a lo largo de las costas litorales, donde viven en los espacios intersticiales de la arena y el lodo, utilizando sus duras mandíbulas para roer las partículas y extraer bacterias y hongos.
Estos gusanos diminutos no tienen celoma ni seudoceloma, y la cavidad digestiva tiene sólo una abertura.

Un gnatostomúlido vivo, Problognathia minima, como se ve en el microscopio de contraste de fase:



Esta especie vive en las costas arenosas. Se mueve deslizándose lentamente entre los granos de arena, moviendo su cabeza rítmicamente de un lado a otro.



Dos gusanos cinta de la especie Tubulanus superbus.

Los gusanos cinta varían en longitud desde menos de 2 centímetros hasta 30 metros y tienen virtualmente todos los colores del espectro. Sin embargo, todos los miembros del filo tienen cuerpos delgados (raras veces superan los 0,5 centímetros de grosor), un tracto digestivo unidireccional, un sistema circulatorio y un tubo muscular largo que puede ser evaginado para capturar la presa.

Se caracterizan por poseer una probóscide -un tubo hueco, largo y retráctil, recubierto de una sustancia mucosa-. La probóscide, a veces munida de una púa,

captura la presa y la atrae a la boca, donde es ingerida. Algunos inyectan un veneno paralizante a su presa.

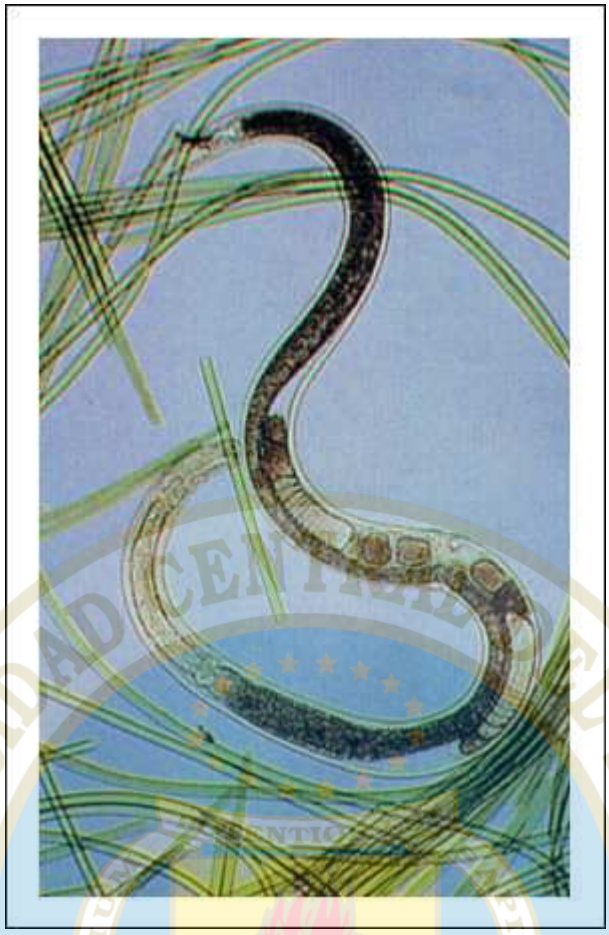
Los gusanos cinta son de interés especial para los biólogos que intentan reconstruir la evolución § de los invertebrados. Parecen estar íntimamente relacionados con los gusanos planos, pero exhiben dos nuevas características significativas. Los gusanos cinta tienen un tubo digestivo unidireccional que comienza en la boca y finaliza en el ano. En este tubo con dos aberturas, los alimentos se mueven como en una línea de montaje, siempre en la misma dirección. Estos gusanos también tienen un sistema circulatorio, que consiste típicamente en un vaso sanguíneo dorsal y dos laterales que llevan sangre generalmente incolora.

La reproducción en los gusanos cinta es más simple que en la mayoría de los gusanos planos. Habitualmente, los sexos están separados y la fecundación es externa. La reproducción asexual por fragmentación del cuerpo y la regeneración de gusanos completos a partir de los fragmentos es también bastante común.

Seudocelomados

El seudoceloma es, esencialmente, un tubo sellado lleno de líquido a presión, que incrementa la efectividad de las contracciones musculares del animal. Los músculos del cuerpo de un animal tienen que disponer de algo contra lo cual actuar porque, de otra manera, el cuerpo se curvaría del lado de la contracción y el resultado serían movimientos torpes y no coordinados. Dado que presenta resistencia a curvarse, el seudoceloma funciona como un esqueleto hidrostático dentro del cuerpo del animal, haciendo que éste retorne a su forma original después que los músculos se han contraído. Este esqueleto posibilita un avance significativo sobre los movimientos simples y bastante fláccidos de los gusanos acelomados y de la mayoría de los cnidarios.

Todos los seudocelomados tienen un tubo digestivo unidireccional, pero carecen de sistema circulatorio. Los gusanos cilíndricos (phylum Nematoda) son el grupo de seudocelomados más grande y ecológicamente más importante. La mayoría son de vida libre, pero muchos son parásitos que causan una variedad de enfermedades graves en plantas y animales, incluyendo a los seres humanos. A diferencia de los otros tipos de gusanos, los gusanos cilíndricos tienen sólo músculos longitudinales y se desplazan con movimientos de látigo característicos.



Un nematodo de agua dulce y de vida libre, del género Monochromadora, rodeado de filamentos de cianobacterias filamentosas (Oscillatoria).

Los nematodos poseen una cavidad del cuerpo llamada seudoceloma, que participa en el transporte de fluidos por el cuerpo y funciona como esqueleto hidrostático interno. Los nematodos tienen musculatura longitudinal pero carecen de músculos circulares y se mueven realizando un movimiento característico de látigo. Este nematodo es una hembra y contiene huevos.

Otros seudocelomados incluyen a los gusanos pelo de caballo (phylum Nematomorpha), a los gusanos de cabeza espinosa (phylum Acanthocephala) -que son parásitos-, a los diminutos animales marinos y de agua dulce de los phyla Loricifera, Kinorhyncha, Gastrotricha y Rotifera, a los gusanos marinos del phylum Priapulida y a los Entoprocta. Entre los distintos seudocelomados puede observarse a la gama completa de los patrones de reproducción sexual de los animales: sexos separados, hermafroditas simultáneos, hermafroditas secuenciales, fecundación externa, fecundación interna y partenogénesis.



Entre los residentes de la arena y sedimentos de las líneas costeras, se encuentran miembros de cuatro phyla de seudocelomados: Kinorhyncha, Gastrotricha, Rotifera y Priapulida.

a. Centroderes spinosus, un quinorrinco. Incapaz de nadar, el quinorrinco se entierra, haciendo entrar líquido en su cabeza; cuando la cabeza está anclada en el cieno por sus espinas, el animal puede impulsar el resto de su cuerpo hacia adelante.
b. Chaetonotus, un gastrotrico común. Los gastrotricos pueden nadar y arrastrarse, trepando a la superficie por medio de tubos adhesivos que se proyectan desde los costados de sus cuerpos.
c. Un rotífero del género Brachionus, encontrado comúnmente en el plancton de agua dulce. Los cilios que impulsan al rotifero a través del agua, son visibles en el extremo anterior del organismo.
d. Priapulus caudatus, el primer priapúlido descrito, en el que se observa su probóscide. El apéndice caudal en la región posterior del animal está formada por estructuras tubulares que, supuestamente, cumplen una función respiratoria. En algunas especies, la cola es muscular y lleva ganchos; supuestamente fija al gusano cuando está enterrándose.

Capítulo 32. El reino animal II: los celomados protostomos

Una de las innovaciones más significativas en el curso de la evolución animal fue el celoma , una cavidad llena de líquido que se desarrolla dentro del mesodermo. El celoma no sólo funciona como un esqueleto hidrostático, sino que suministra el espacio dentro del cual los órganos internos se acomodan, suspendidos de los mesenterios.

Los animales celomados están divididos en dos grandes grupos de acuerdo con su desarrollo embrionario. En los protostomos, la segmentación del huevo fecundado habitualmente es en espiral, la boca se desarrolla en o cerca del blastoporo y el celoma se forma por partición del mesodermo sólido. En los deuteróstomos, el patrón de segmentación es radial, el ano se desarrolla en o cerca del blastoporo y el celoma está formado por evaginaciones del intestino primitivo.

Los animales de cuerpo blando del phylum Mollusca se clasifican en cuatro clases relativamente pequeñas y tres clases principales: Bivalvia (ostras y almejas), Gastropoda (caracoles) y Cephalopoda (pulpos, sepias y calamares). El plan básico del cuerpo de todos los moluscos es el mismo: un céfalo-pie, una masa visceral y un manto secretor de la concha, que se ha modificado en el curso de la adaptación a diferentes formas de vida.

El phylum Annelida incluye gusanos terrestres, tales como las lombrices de tierra (clase Oligochaeta), los gusanos marinos (clase Polychaeta) y las sanguijuelas (clase Hirudinea). Sobre la base de las similitudes en sus larvas trocóforas, se cree que los moluscos y los gusanos segmentados del phylum Annelida han derivado de un mismo antecesor celomado. Los anélidos se caracterizan por un cuerpo segmentado, tanto interna como externamente; un celoma bien desarrollado, un tracto digestivo tubular, un par de metanefridios en cada segmento y un sistema circulatorio cerrado, frecuentemente provisto de vasos contráctiles.

A diferencia de los oligoquetos, los poliquetos tienen una variedad de apéndices y exhiben tagmosis.

Además de los tres phyla principales de celomados protostomos (Mollusca, Annelida y Arthropoda), hay seis phyla menores con representantes vivientes. De los seis phyla menores de celomados protostomos, tres consisten en gusanos marinos habitantes del fondo que muestran similitudes variables con los anélidos. Estos grupos incluyen a los phyla Sipuncula, Echiura y Pogonophora. Otros tres phyla (Pentastomida, Tardigrada y Onychophora) todos caracterizados por apéndices no articulados y por una cutícula externa, tienen características combinadas de anélidos y artrópodos. Los onicóforos son de interés particular, porque sugieren una etapa en la evolución de los artrópodos, a partir de un antecesor segmentado y celomado que era común tanto a los anélidos como a los artrópodos.

Los lofoforados, aunque son protostomos, se asemejan a los deuteróstomos por la segmentación radial del óvulo fecundado y, en algunas especies, por la formación enterocélica del celoma. Los phyla Brachiopoda, Phoronida y Bryozoa son todos lofoforados. Están caracterizados por el lofóforo, una corona de tentáculos huecos provistos de cilios que barren las partículas alimenticias hacia la boca.

Phylum Mollusca: los moluscos

Los moluscos constituyen uno de los phyla animales más grandes, tanto en número de especies vivas como en número de individuos. Su nombre deriva de la palabra latina mollus, que significa "blando", y se refiere a sus cuerpos blandos, generalmente protegidos por una concha calcárea dura. Sin embargo, en algunas formas, las conchas se han perdido en el curso de la evolución, como en las babosas y en los pulpos, o son de tamaño notablemente reducido e internas, como en los calamares.

Los moluscos exhiben una enorme diversidad de formas y comportamientos. Las tres clases principales incluyen animales sedentarios -o sésiles- que se alimentan por filtración (tales como las almejas y las ostras de la clase Bivalvia). También incluyen caracoles acuáticos y terrestres y babosas de la clase Gastropoda. Finalmente, están las sepias o jibias, calamares y pulpos depredadores pertenecientes a la clase Cephalopoda, que no sólo son los moluscos más activos, sino también los invertebrados que exhiben comportamientos más complejos.

Los moluscos también se caracterizan por poseer una rádula, un sistema circulatorio abierto y un celoma § notablemente reducido. En la mayoría de los moluscos, la respiración es llevada a cabo por medio de branquias, estructuras de paredes delgadas que son una extensión de las epidermis y están localizadas en la cavidad paleal.

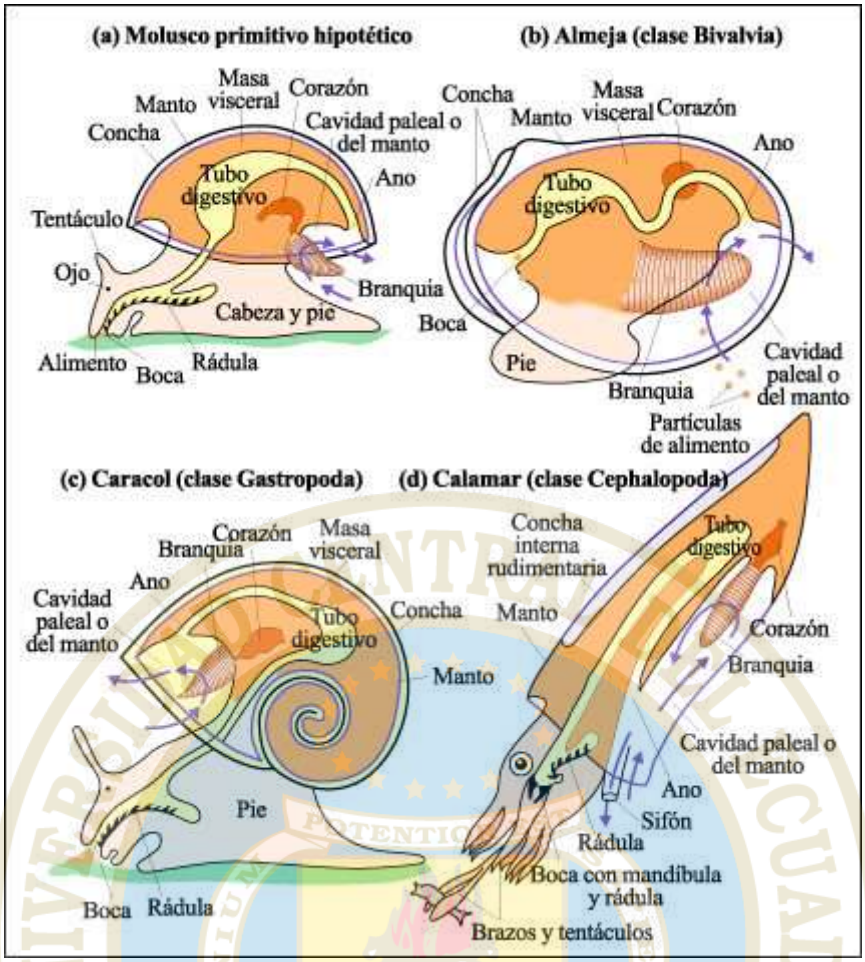
La excreción es llevada a cabo por órganos especiales, los metanefridios, estructuras tubulares que recogen fluido del celoma y retiran sales y otrassustancias necesarias para los tejidos corporales, a medida que el fluido pasa a lo largo de los túbulos para la excreción. El sistema nervioso y el comportamiento varían entre las especies, alcanzando un máximo de complejidad en el pulpo.

En algunos gasterópodos se ha retenido la forma primitiva de reproducción: sexos separados con fecundación externa. Sin embargo, en la mayoría, la fecundación es interna; el hermafroditismo ha aparecido repetidamente en este grupo.

Los moluscos son muy diferentes de todos los otros animales. El modelo del molusco primitivo, que es hipotético, exhibe una simetría bilateral clara.

Entre los moluscos modernos, sólo los poliplacóforos (quitones) y los monoplacóforos mantienen una semejanza obvia con el modelo primitivo. Sin embargo, todos los moluscos modernos tienen el mismo plan corporal fundamental. Tienen tres zonas corporales distintas: un céfalo-pie, que contiene los órganos sensoriales y de locomoción; una masa visceral, que contiene los órganos de la digestión, excreción y reproducción, y un manto o tejido especializado que recubre la masa visceral y secreta la concha. La cavidad paleal, o del manto, es un espacio entre el manto y la masa visceral que alberga a las branquias y en ella se vierten los productos de los sistemas digestivo, excretor y reproductor. El agua irrumpe en la cavidad paleal, impulsada por los cilios branquiales, y pasa a través de las branquias proveyendo oxígeno.

Un órgano característico que se encuentra en todas las clases, excepto en los bivalvos, es la rádula, que es una cinta móvil, provista de dientes quitinosos renovables. El aparato radular es utilizado para raer las algas y otros materiales alimenticios, y también para enviarlos hacia el tracto digestivo. En algunas especies también se lo usa para la defensa.



Los moluscos presentan un cuerpo blando compuesto por un céfalo-pie, una masa visceral y un manto, que puede secretar una concha. Intercambian gases con el agua circundante a través de las branquias, excepto los caracoles terrestres, en los cuales la cavidad del manto se encuentra modificada y permite la respiración aérea.

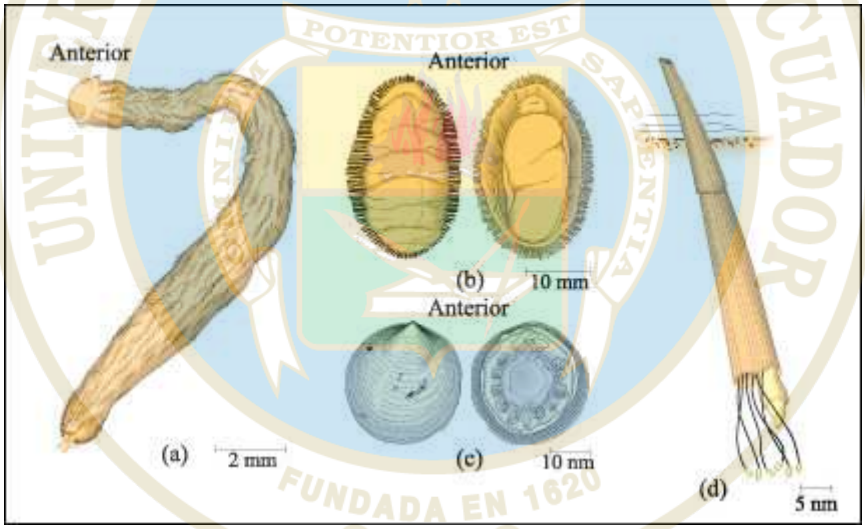
a) Molusco hipotético primitivo. b) Los bivalvos, como esta almeja, son generalmente sedentarios y se alimentan filtrando las corrientes de agua producidas por el batir de los cilios que atraviesan branquias. c) En los gasterópodos, ejemplificados por el caracol, la masa visceral presenta una torsión de 180 grados. En consecuencia, la boca, el ano y las branquias se encuentran todos hacia adelante. d) En los cefalópodos, como el calamar, la cabeza está modificada en un conjunto de brazos y parte del pie forma un sifón tubular por donde puede ser expulsada el agua con fuerza. Esto permite una locomoción a retropropulsión. Las flechas indican la dirección del movimiento del agua.

El sistema circulatorio de los moluscos consiste en un órgano de bombeo muscular, el corazón, y vasos que llevan la sangre desde y hacia el corazón. El corazón habitualmente tiene tres cámaras. Dos aurículas reciben sangre desde las branquias y el ventrículo la bombea a los otros tejidos corporales. A excepción de los cefalópodos, los moluscos poseen lo que se conoce como circulación abierta. La sangre no circula completamente dentro de los vasos sino que es bombeada por el corazón hacia los espacios que se encuentran entre los tejidos, pasa luego por las branquias y finalmente retorna al corazón. Este espacio lleno de sangre se conoce como hemocele. En los moluscos, el hemocele reemplaza en gran medida al celoma, que ha quedado reducido a una pequeña área alrededor del corazón y a las cavidades de los órganos de reproducción y excreción. Los cefalópodos, cuyas enérgicas actividades requieren que las células estén bien abastecidas con grandes

cantidades de oxígeno y de moléculas alimenticias, tienen un sistema circulatorio cerrado, con vasos continuos y corazones accesorios que impulsan la sangre a través de las branquias.

El oxígeno entra al cuerpo de un molusco a través de la superficie del manto y de las branquias directamente desde el agua. Una branquia es una estructura externa provista de un área superficial considerable, a través de la cual pueden difundir los gases; posee una abundante irrigación de sangre que transporta los gases hacia y desde el resto del cuerpo.

El tracto digestivo de todos los moluscos es extensamente ciliado y tiene áreas con funciones diferenciadas. El alimento es captado y digerido por las células que revisten las glándulas digestivas y luego pasa a la sangre. Los materiales no digeridos son comprimidos en pequeñas bolas fecales cubiertas de mucosidad que luego son expulsadas a través del ano que desemboca en la cavidad paleal, y arrastradas lejos del animal por las corrientes de agua. Los desechos nitrogenados producidos por las actividades metabólicas de las células son eliminados por una o dos estructuras tubulares conocidas como metanefridios. Una abertura de cada metanefridio se encuentra en el celoma que rodea al corazón, y la otra abertura se abre en la cavidad paleal. El fluido celómico es forzado por presión en las aberturas cercanas al corazón. Cuando el fluido pasa a través del túbulo, el agua, el azúcar, las sales y otros materiales atraviesan las paredes y retornan a los tejidos, en tanto que los productos de desecho son excretados.

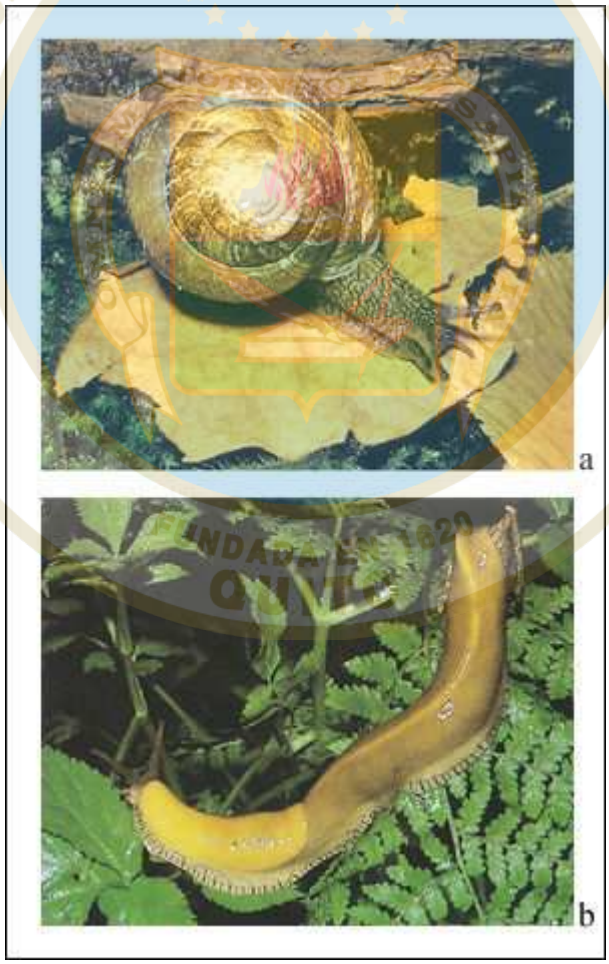


Representantes de las cuatro clases menores de moluscos.

a) Un solenogastro, clase Aplacophora. Su cuerpo vermiforme está cubierto de cerdas finas. Las estructuras que se ven en la parte posterior del animal son las branquias. b) Vista dorsal (a la izquierda) y ventral (a la derecha) de un quitón de la clase Polyplacophora. La concha dorsal de ocho placas está rodeada por un cinturón del manto, cubierto de espículas duras. En la vista ventral, el pie ha sido desviado en la parte izquierda, para mostrar las branquias dentro de la cavidad del manto. En la parte anterior del animal está la boca, a través de la cual sobresale la rádula cuando se alimenta. c) Vista dorsal y ventral de Neopilina galatheae, primer representante viviente conocido de la clase Monoplacophora. La gran estructura central de la superficie ventral es el pie, circundado por cinco pares de branquias. d) Colmillo de mar, de la clase Scaphopoda. Este molusco se entierra en la arena o el barro con el gran pie que asoma desde el extremo ancho de la concha. Los tentáculos especializados llevan partículas de alimento o pequeños organismos, entre ellos, diatomeas, a la boca oculta dentro de la concha.



Un bivalvo, la vieira (Aequipecten gibbos). Sus brillantes ojos azules son visibles entre los tentáculos.



Gasterópodos terrestres.

a) Caracol. La concha, que es secretada por el manto y crece a medida que crece el cuerpo blando, cubre y protege a la masa visceral. La cabeza contiene órganos

sensoriales que incluyen dos ojos en los extremos de los tentáculos más largos. b) Una gran babosa del género Ariolimax; posee una concha reducida dentro de su cuerpo.



Un cefalópodo. Impulsada a chorro, esta sepia multicolor se mueve hacia la derecha. Se puede ver su sifón extendido desde el manto, por debajo del ojo. A ambos lados de su cuerpo corre una aleta ondulante.

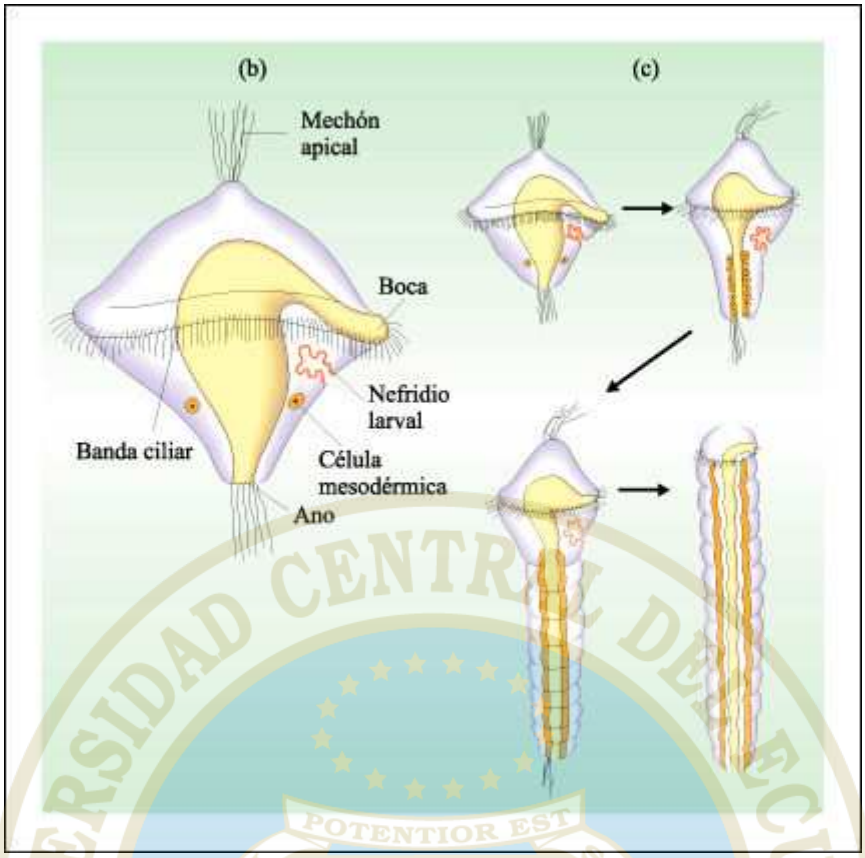
Afinidades evolutivas de los moluscos

Aunque los moluscos y los anélidos (gusanos segmentados) son diferentes en sus planos corporales básicos, tienen similitudes importantes que sugieren una conexión evolutiva. Una de ellas es la presencia de una larva trocófora. La mayoría de los moluscos marinos (excepto los cefalópodos) y de los anélidos marinos pasan a través de un estadio que adopta esta forma larval muy distintiva durante su desarrollo. Sin embargo, con excepción de Neopilina y Nautilus, los moluscos adultos no muestran signos de la segmentación que es tan característica de los anélidos; además, en ningún molusco conocido se ven trazas de segmentación en el desarrollo larval. Por lo tanto, se postula que los linajes que dieron lugar a los moluscos y a los anélidos divergieron a partir de un antecesor celomado no segmentado que se caracterizaba por poseer la larva trocófora.



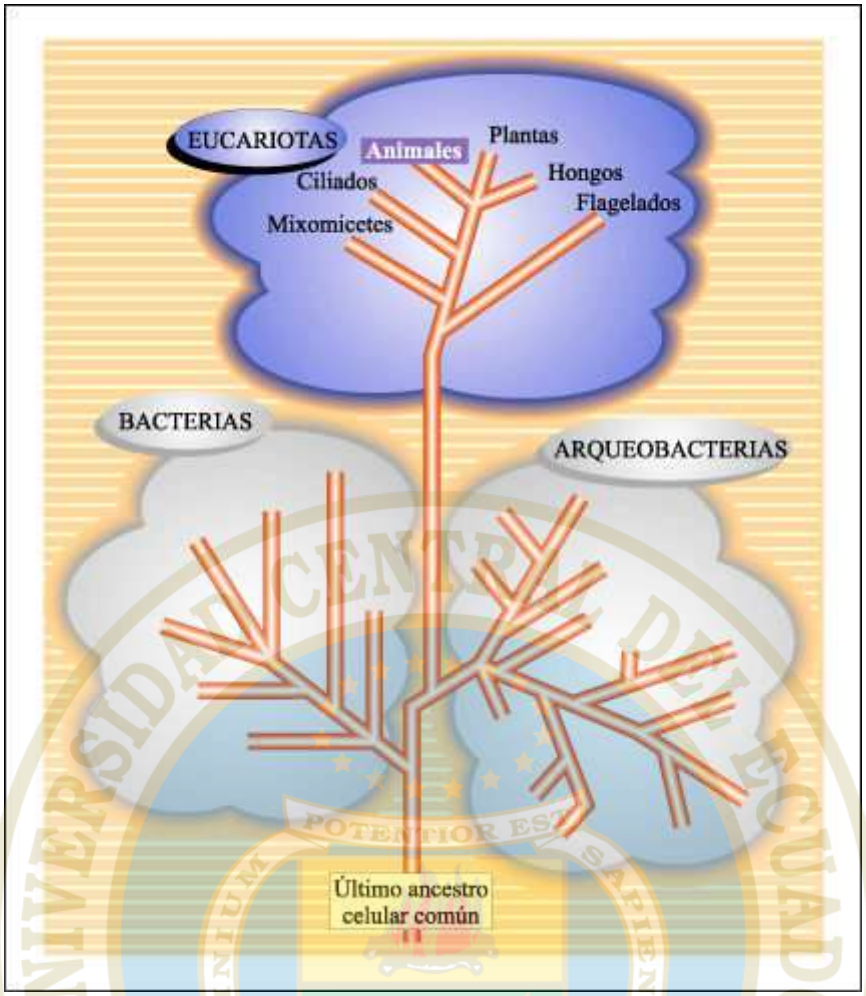
La larva trocófora (a).

a) Larva trocófora de un anélido marino del Caribe. Esta larva se desarrollará en un gusano poliqueto.

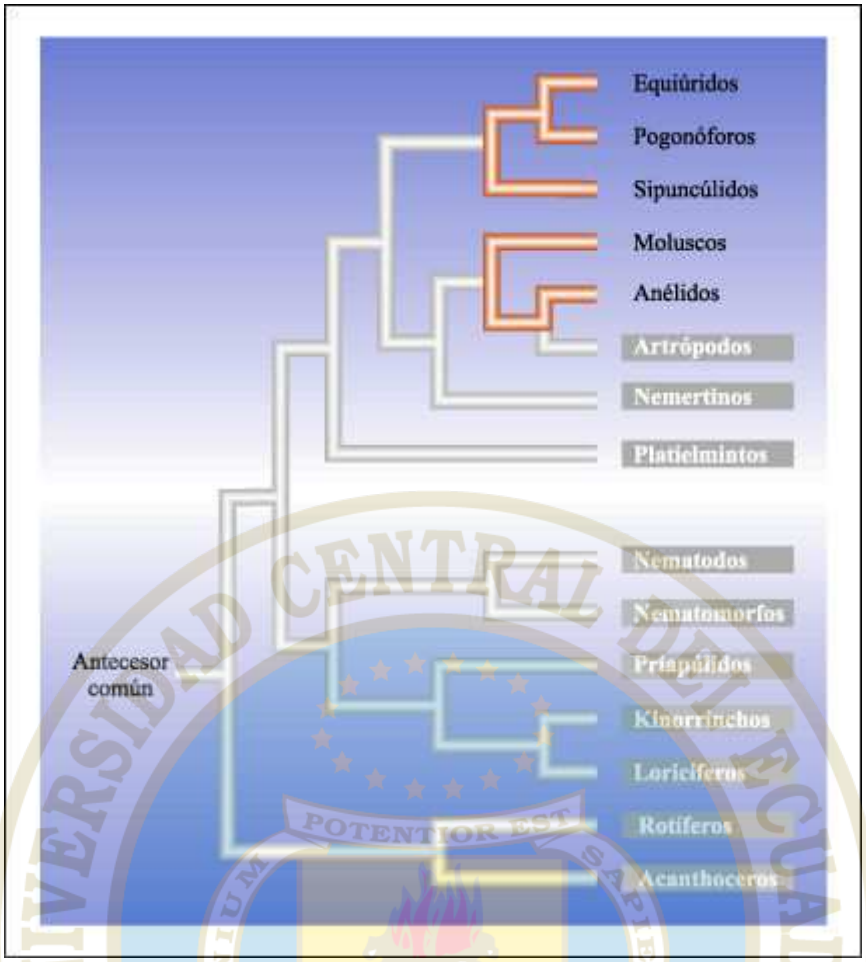


La larva trocófora (b y c).

b) Diagrama de una larva trocófora. Aunque sus formas adultas son muy diferentes, ciertos anélidos y moluscos presentan larvas de este tipo, lo que indicaría un parentesco evolutivo. c) Desarrollo de la larva trocófora de un anélido. El proceso comienza con el alargamiento de la parte inferior de la larva. La región alargada luego diferencia segmentos, que pronto desarrollan cerdas o sedas. El "mechón" apical desaparece y la parte superior de la larva trocófora se transforma en la cabeza. El crecimiento del gusano continuará durante todo su ciclo vital, por la adición de nuevos segmentos a continuación del segmento posterior



Esquema global de las relaciones evolutivas de los seres vivos.



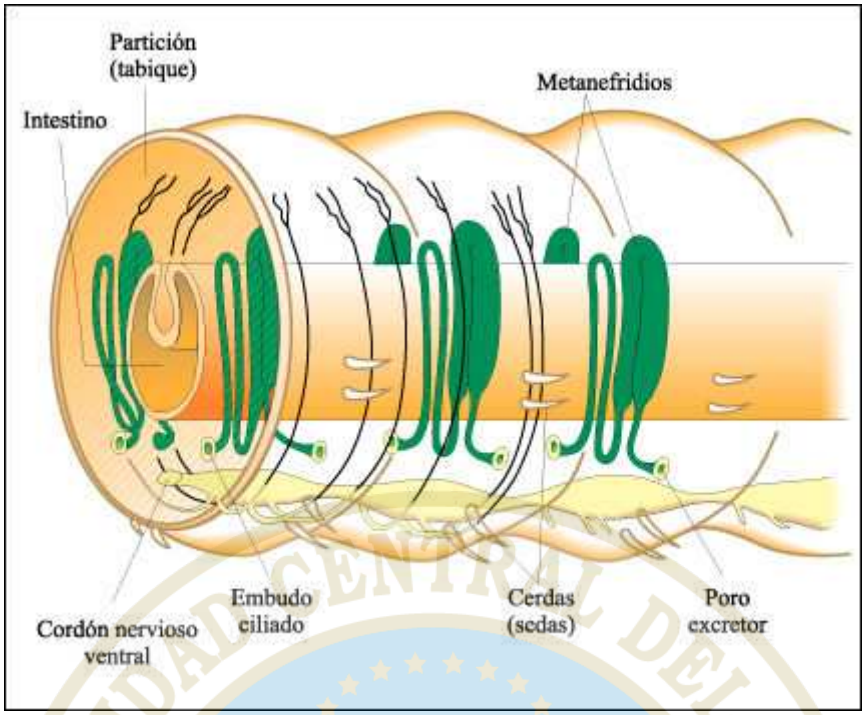
Relaciones evolutivas entre moluscos, anélidos y artrópodos.

Phylum Annelida: anélidos o gusanos segmentados

Este phylum incluye más de 15.000 especies de gusanos marinos, de agua dulce y terrestres, además de las lombrices de tierra comunes y las sanguijuelas. El término anélido es la forma utilizada en latín para referirse al aspecto más distintivo de este grupo: la división del cuerpo en segmentos o metámeros. Los metámeros son visibles como anillos en el lado externo y están separados por particiones (septos) en el interior. Este patrón segmentado se encuentra también -en forma modificada- en los artrópodos, como los ciempiés, crustáceos e insectos; se cree que este grupo ha evolucionado de los mismos antecesores que originaron a los anélidos modernos.

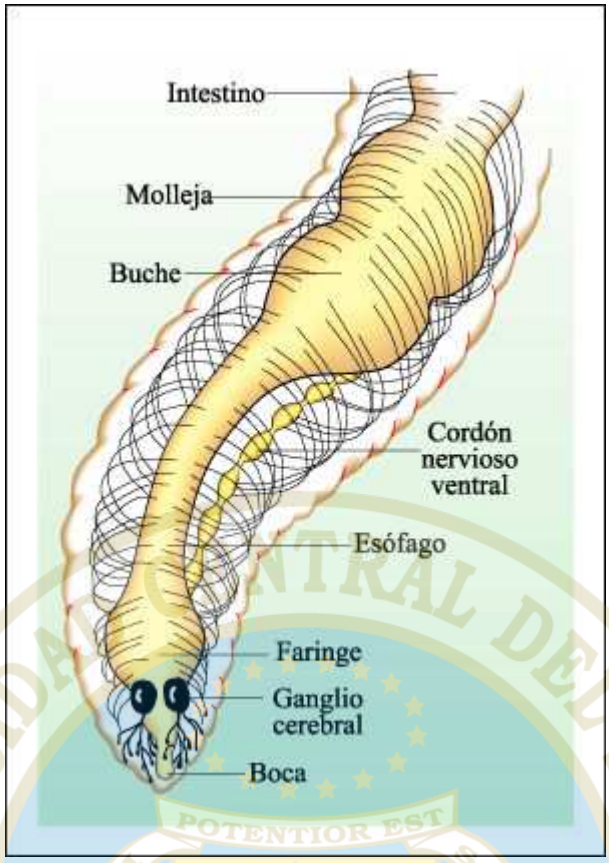
Los anélidos tienen un celoma segmentado, un intestino tubular y un sistema circulatorio cerrado que transporta oxígeno. El sistema excretor consiste en pares de metanefridios, que típicamente aparecen en todos los segmentos del cuerpo, excepto en la cabeza. Los anélidos tienen un sistema nervioso centralizado y células sensoriales especiales -que incluyen receptores táctiles, gustativos, fotorreceptores y otros vinculados con la detección de la humedad (higrorreeptores). Algunos anélidos tienen también ojos y antenas sensoriales bien desarrollados.

Las tres clases de anélidos son Oligochaeta (gusanos terrestres, con algunos representantes de agua dulce y marinos), Polychaeta (principalmente gusanos marinos) e Hirudinea (sanguijuelas).



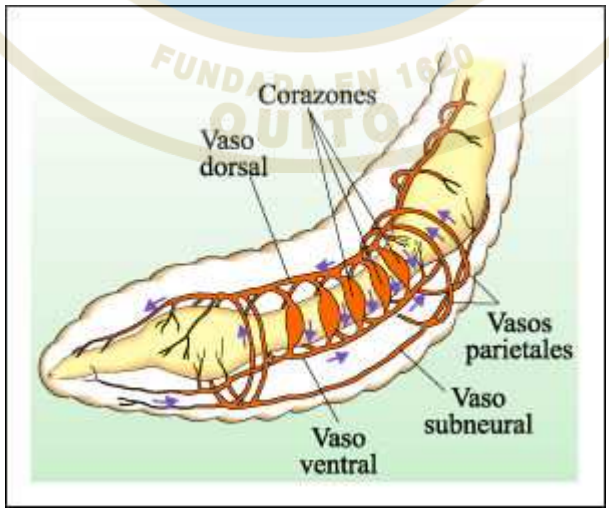
Tres segmentos de la lombriz de tierra.

Cada segmento contiene dos metanefridios, tres pares de nervios -que se ramifican desde el cordón nervioso central que corre a lo largo de la superficie ventral- una porción del tracto digestivo y una cavidad celómica izquierda y derecha. En cada segmento también hay cuatro pares de cerdas o sedas que se retraen mediante músculos especiales y son usadas para fijar una parte de su cuerpo mientras otra se mueve hacia adelante. En cada segmento (excepto en los tres primeros y en el último) se encuentran los metanefridios; cada uno ocupa realmente dos segmentos, dado que se abre en el interior mediante un embudo ciliado en un segmento y en el exterior mediante un poro en un segmento inmediatamente posterior. El intestino, los metanefridios y otros órganos internos están suspendidos en el celoma, lleno de fluido, que también actúa como esqueleto hidrostático.



Tubo digestivo de una lombriz de tierra.

La boca conduce a una faringe muscular, que succiona la vegetación y otros materiales orgánicos en descomposición, al igual que detritos. Estos son almacenados en el buche y triturados en la molleja con la ayuda de partículas del suelo. El resto del tubo es un intestino largo en el que se digiere el alimento por medio de enzimas secretadas por parte de células secretoras de enzimas y se absorbe por células ciliadas.



El sistema circulatorio de la lombriz de tierra.

El sistema circulatorio de la lombriz de tierra está constituido por vasos longitudinales que corren a lo largo de todo el animal, uno de los cuales es dorsal y dos son ventrales. El vaso ventral más grande suministra sangre al intestino, al vaso subneural y, por medio de muchas ramificaciones pequeñas, a todos los tejidos del cuerpo. Numerosos capilares pequeños en cada segmento transportan sangre desde los tejidos al vaso dorsal. Además, hay vasos parietales a lo largo de la pared que transportan sangre desde el vaso subneural al vaso dorsal y también recogen nutrientes desde el tracto intestinal. El vaso dorsal, muscular, impulsa hacia adelante los fluidos recolectados de todo el cuerpo del animal.Existen cinco pares de corazones conectando el vaso dorsal y el ventral. Sus contracciones irregulares fuerzan la sangre hacia atrás, por el vaso ventral. Tanto los corazones como el vaso dorsal tienen válvulas que evitan el reflujo. Los anélidos tienen un sistema circulatorio cerrado en el que la sangre fluye completamente a través de vasos.

Las lombrices de tierra son hermafroditas y algunas pueden reproducirse por partenogénesis.



Lombrices de tierra apareadas.

Las cabezas de las lombrices de la figura se encuentran en direcciones opuestas y sus superficies ventrales quedan en contacto. El clitelo, una banda engrosada que rodea al cuerpo de cada una de ellas, secreta una sustancia mucosa que las mantiene unidas durante la cópula. Los espermatozoides son descargados a través de poros presentes en segmentos especializados de cada lombriz, dentro de los receptáculos para espermatozoides que posee su pareja. Después que las lombrices se separan, el clitelo secreta una banda mucosa, o capullo, en cuyo interior se descargan primero los óvulos y luego los espermatozoides.

Phyla menores de protostomos

Además de los tres phyla principales moluscos, anélidos y artrópodos, existen otros celomados protostomos. Ellos son: Sipuncula, Echiura y Pogonophora (gusanos marinos habitantes de los fondos que muestran varios grados de similitud con los anélidos) y Pentastomida, Tardigrada y Onychophora (poseen características combinadas de anélidos y artrópodos). Se caracterizan por poseer apéndices no articulados, que tienen pinzas; los apéndices de los artrópodos, por oposición,

tienen articulaciones. Al igual que los artrópodos, sin embargo, tienen una cutícula externa que muda periódicamente.

Phyla menores de protostomos

Phylum	Características
Sipuncula (Sipuncúlidos)	Se los denomina gusanos cacahuete porque cuando son perturbado se contraen adoptando la form de un cacahuete o maní. Miden de 1 a más de 60 cm de largo. Se caracterizan por una probóscide larga que puede retraerse dentro del cuerpo grueso y globoso No presentan segmentación ni sedas sin embargo, sus larvas trocóforas son muy semejantes a las de los anélidos poliquetos.
Echiura (Equiúridos)	Los llamados gusanos cuchara son marinos. Tienen, en su mayoría, una probóscide larga que, a diferencia de los gusanos cacahuete, no puede retraerse en el cuerpo grueso. Sin embargo, puede contraerse formando una estructura que se asemeja a la pala cóncava de una cuchara. Como en lo gusanos cacahuete, los sexos están separados, la fecundación habitualmente es externa y hay un larva trocófora. Su desarrollo embrionario y sus larvas trocóforas se asemejan a las de los anélidos poliquetos. Los gusanos adultos tienen sedas, pero no muestran trazas de segmentación.
Pogonophora (Pogonóforos)	Los llamados gusanos barbudos tienen un extremo posterior segmentado con sedas, pero no tiene boca ni tubo digestivo. Son muy delgados y viven en tubos largos enterrados en los sedimentos de fondos oceánicos. La región anterior del cuerpo tiene una corona de tentáculos con la que capturan nutrientes. En algunas especies, contiene bacterias quimiosintéticas simbióticas que las provee de nutrientes.
Pentastomida (pentastómidos)	Son parásitos vermiformes del aparato respiratorio de los vertebrados. Están muy especializados e existencia parásita y carecen de órganos circulatorio, respiratorio y excretor. Su sistema nervioso se asemeja al de los anélidos y artrópodos. Aunque sus larvas son similares a las de los tardígrados jóvenes, estudios recientes indican que están más íntimamente relacionados con los artrópodos. L pentastómidos tienen sexos separados y fecundación interna, y como muchos otros parásitos, producen una gran cantidad de huevos.
Tardigrada (Tardígrados)	Diminutos animales segmentados, llamados frecuentemente "osos de agua". Comunes en el agua dulce y en la película de humedad que recubre los musgos, se desplazan pesadamente sobre sus cuatro pares de gruesas patas. Su cutícula protectora es fina, pero pueden sobrevivir a la desecaci Cuando las condiciones son desfavorables, entran en un estado de animación suspendida y permanecen latentes, en algunos casos, durante años, hasta que nuevamente la humedad los reanima. Los sexos están separados, pero en algunas especies no se conocen machos y las hem producen huevos por partenogénesis.
Onychophora (Onicóforos)	Se asemejan a orugas y se los llama comúnmente gusanos peludos. Tienen una combinación particularmente notable de características de anélidos y artrópodos. Las características de anélido compartidas incluyen cuerpo relativamente blandos, metanefridios dispuestos metaméricamente, p corporal muscular y aparato reproductor ciliado. Por otra parte, sus mandíbulas, que derivan de apéndices, cutícula protectora, cerebro relativamente grande y aparatos respiratorio y circulatorio, asemejan a los artrópodos. Sus antenas y ojos son similares a los que encontramos en anélidos poliquetos y en artrópodos. Aunque algunos ponen huevos, la mayoría produce progenie viva. Aden en algunas especies, los embriones se desarrollan dentro de un útero y se nutren a través de una estructura de tipo placentario, análoga a la de los mamíferos. Los onicóforos modernos son todos terrestres y viven en habitáculos húmedos, principalmente en el Hemisferio Sur. Sin embargo, la evidencia fósil indica que las primeras especies fueron marinas

Lofoforados

Los animales de tres phyla conocidos colectivamente como lofoforados, son estrictamente hablando, protostomos. Sin embargo, poseen otras características que indujeron a muchos especialistas a considerarlos como deuteróstomos primitivos. El celoma de las formas adultas de algunas especies y de los embriones de la mayoría de ellas está dividido en varios compartimientos principales. Un tipo semejante de partición es característico de muchos deuteróstomos. Otras

características de deuteróstomos compartidas por los lofoforados incluyen, la segmentación radial en los estadios tempranos del desarrollo embrionario y, en algunas especies, la formación enterocélica del celoma.

Los lofoforados, que son todos acuáticos, incluyen las lámpara de mar (phylum Brachiopoda), los gusanos foronídeos (phylum Phoronida) y los briozoos o "animales musgo" (phylum Bryozoa o Ectoprocta). Aunque los tres phyla se han diversificado considerablemente, todos estos animales tienen un órgano colector de alimento característico conocido como lofóforo. Situado en el extremo anterior del animal, el lofóforo consiste en una corona de tentáculos ciliados, huecos, usados para capturar pequeños organismos y trocitos de restos orgánicos, suspendidos en el agua circundante. La cavidad que está dentro de los tentáculos es una extensión del celoma y se intercambian gases entre el fluido celómico y el ambiente externo a través de las paredes delgadas de los tentáculos.

Animales lofoforados

Phylum	Características
Brachiopoda (Braquiópodos)	Se los conoce como lámparas de mar. Hasta muy entrado el siglo XIX, estos animales que se asem a lámparas de aceite griegas o romanas se clasificaban junto con los moluscos bivalvos. Sin emba tienen un lofóforo que distingue claramente a los braquiópodos de los bivalvos. Además, las dos va de los braquiópodos son dorsales y ventrales y no izquierda y derecha como en los bivalvos. Se fija sustrato por un pedículo o pedicelo.
Phoronida (Foronídeos)	Estos gusanos, que miden de 4 a 25 centímetros de largo, viven en tubos coriáceos, en suelos bla o sobre ellos bajo aguas oceánicas de escasa profundidad. Los lofóforos se proyectan por encima extremo superior del tubo, pero pueden retraerse al interior del tubo cuando el animal es perturbado Aunque a los foronídeos se los encuentra habitualmente agrupados, cada animal es independiente los otros. La mayoría de las especies son hermafroditas y se sabe que una especie se reproduce asexualmente. Tiene un tubo digestivo en forma de U y un anillo de tentáculos ciliados, el lofóforo.
Bryozoa (briozoos, o ectoproctos)	En contraste con los foronídeos, son diminutos animales coloniales que a menudo exhiben una div del trabajo entre los miembros de la colonia. Éstas pueden encontrarse en cualquier tipo de superfi firme en agua salada y, menos frecuentemente, en agua dulce. Secretan una cubierta dura y protec alrededor de sí mismos, desde la cual sólo se extienden los lofóforos individuales. Su nombre deriv la semejanza superficial de sus colonias con manchones de musgo. La mayoría son hermafroditas formas de agua dulce se reproducen asexualmente y sexualmente. El ciclo de vida de los briozoos incluye una larva móvil. Las larvas se adhieren a granos de arena, maduran rápidamente, y se reproducen sexualmente. Saltando de un grano de arena a otro, una generación por vez, los descendientes de la colonia original finalmente alcanzan un sitio adecuado para el establecimiento una nueva colonia.



Capítulo 33. El reino animal III: los artrópodos

Los artrópodos constituyen el phylum animal más grande, tanto en número de

especies como de individuos. Los artrópodos se caracterizan por el tipo de apéndices, por su segmentación y exoesqueleto y por sus órganos sensoriales. En la mayoría de los grupos, los segmentos se combinan formando una cabeza, un tórax (en algunas ocasiones fusionado con la cabeza formando el cefalotórax) y un abdomen.

Existen tres grupos principales de artrópodos: los quelicerados, los mandibulados acuáticos y los mandibulados terrestres.

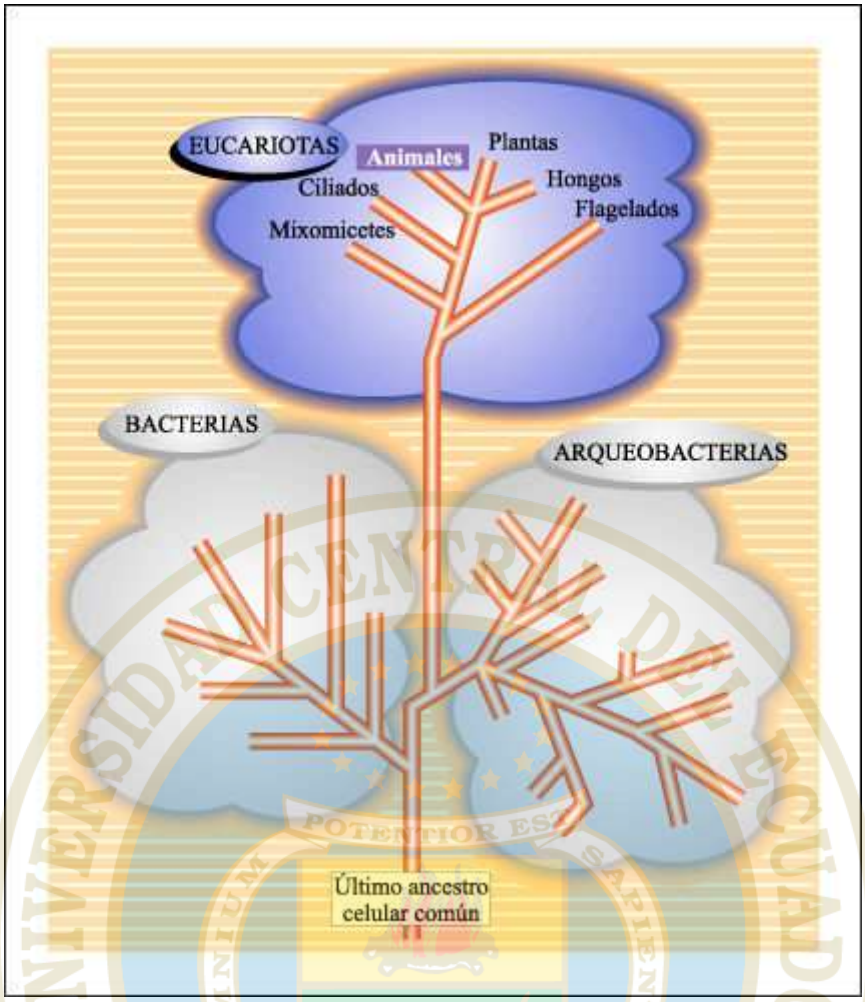
Los mandibulados se caracterizan por poseer quelíceros y pedipalpos; los mandibulados acuáticos, con dos pares de antenas, un par de mandíbulas y dos pares de maxilas, y los mandibulados terrestres, con un par de antenas, un par de mandíbulas y un par de maxilas. Los quelicerados incluyen a los cangrejos cacerola o límulos (clase Merostomata); las arañas de mar (clase Pycnogonida) y las arañas, escorpiones y ácaros -entre los cuales están las garrapatas- (clase Arachnida). Los mandibulados acuáticos, algunos de los cuales viven actualmente en ambientes terrestres húmedos, pertenecen todos a la clase Crustacea e incluyen a animales tan comunes como los bogavantes, cangrejos de río, camarones y percebes. Los mandibulados terrestres incluyen cuatro clases relativamente pequeñas (Chilopoda, Diplopoda, Pauropoda y Simphyla) y la clase más grande del reino animal, Insecta, con aproximadamente un millón de especies. Los insectos son los únicos invertebrados capaces de volar.

Entre los factores que contribuyeron al extraordinario éxito de los artrópodos están su exoesqueleto, su tamaño generalmente pequeño y su gran especialización, tanto en la dieta como en el hábitat. Factores adicionales del éxito son la capacidad de volar y la metamorfosis completa, que permite un mayor refinamiento de las adaptaciones para la alimentación, la reproducción y la dispersión, así como la competencia reducida entre los adultos y las formas inmaduras.

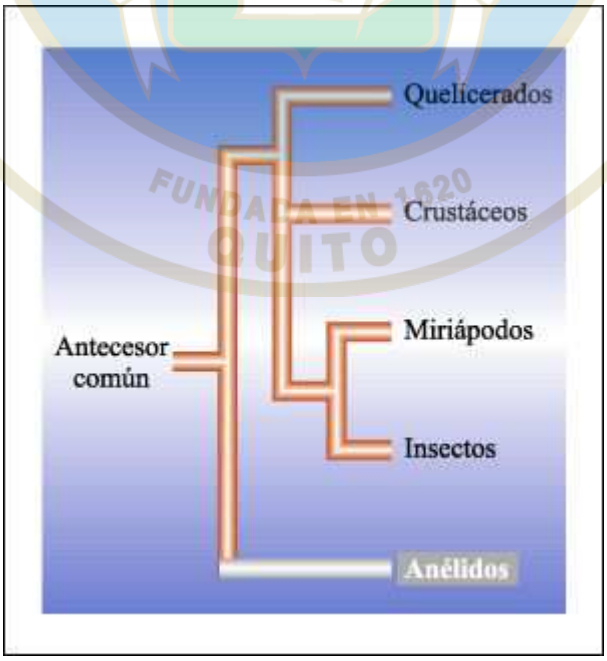
El sistema nervioso presenta órganos sensoriales diversos y también ha sido importante en el éxito de los artrópodos. Entre los receptores sensoriales más importantes están el ojo compuesto, los receptores táctiles, los propioceptores y los órganos timpánicos. Los artrópodos se comunican con miembros de la misma especie mediante el sonido y también por feromonas.

Características de los artrópodos

La característica que define a los artrópodos son sus apéndices articulados. En los miembros del phylum que tienen el número de apéndices reducido éstos están, en general, más especializados y son más eficientes. Particularmente entre los insectos y crustáceos, estos apéndices especializados incluyen, no sólo patas que usan para caminar, sino también un conjunto de instrumentos adaptados a las más diversas funciones: mandíbulas, branquias, lenguas, ovipositores, tubos chupadores, garras, antenas, remos y pinzas.
Todos los artrópodos están segmentados, una característica que sugiere fuertemente un antecesor común con los anélidos. Sin embargo, en el curso de la evolución de los artrópodos, se observa un cuerpo más corto y con menos segmentos; el número de segmentos ha quedado fijo y son muy especializados.



Esquema global de las relaciones evolutivas de los seres vivos.



Probable filogenia de los artrópodos.

En muchos artrópodos, la tagmosis ha progresado mucho más que en los anélidos poliquetos, pues los segmentos se han fusionado y forman distintas regiones corporales: una cabeza, un tórax (en algunas ocasiones fusionado con la cabeza para formar un cefalotórax) y un abdomen. Pero, el patrón básico de segmentación a menudo se ve claramente en las etapas inmaduras (como en el caso de la oruga) y puede ser descubierto en el adulto por el examen de los apéndices, la musculatura y el sistema nervioso.

En algún momento después que la aparición del linaje que condujo a los artrópodos divergió del que condujo a los anélidos, ocurrieron otras diversificaciones importantes. Estas ramificaciones dieron lugar a tres tipos principales de artrópodos: los quelicerados, los mandibulados acuáticos y los mandibulados terrestres. Las diferencias conspicuas que muestran los apéndices de estos tres tipos pueden ser distinguidas claramente, incluso por un ojo inexperto. Tanto en los mandibulados acuáticos (clase Crustácea) como en los mandibulados terrestres (clase Insecta y cuatro clases más pequeñas), los apéndices más anteriores consisten en uno o dos pares de antenas seguidas por un par de mandíbulas y uno o dos pares de maxilas.

Las diferencias en el desarrollo y la estructura de las mandíbulas sugiere que evolucionaron independientemente en los dos grupos mencionados, y que no son reflejo de un antecesor mandibulado común. Los quelicerados, que incluyen la clase Merostomata (límulos), la clase Pycnogonida (arañas de mar) y la clase Arachnida (arañas, ácaros, escorpiones y sus parientes), no tienen ni antenas ni mandíbulas. Su primer par de apéndices son quelíceros, que toman la forma de pinzas o colmillos.

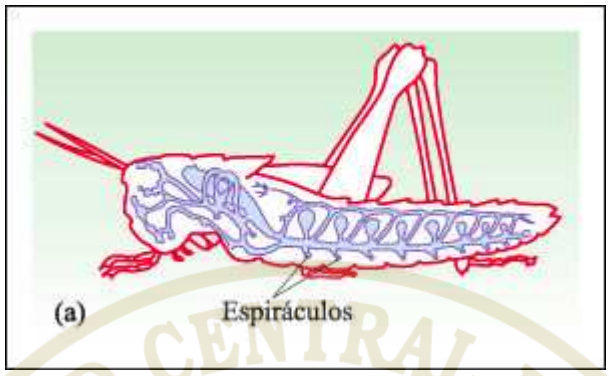
A pesar del enorme número de artrópodos y de su rica diversidad, hay un número de características que comparten todos los miembros de este phylum.

La característica más notable de todos los artrópodos es su exoesqueleto articulado. Este exoesqueleto -o cutícula- es secretado por la epidermis subyacente y está adherido a ella. Está constituido por una capa externa, frecuentemente cérea, compuesta de lípidos y lipoproteínas; una capa media endurecida y una capa interna flexible, compuestas ambas principalmente por quitina y otras proteínas. El exoesqueleto sino que se extiende interiormente, formando la primera porción de ambos extremos del tubo digestivo. En los insectos también forma las tráqueas. La cutícula permite la protección contra los depredadores y es, en general, impermeable. Interviene en la trituración de alimentos en el intestino anterior y forma además las lentes del ojo de los artrópodos.

Los músculos están insertos en diferentes porciones del exoesqueleto, del mismo modo que se insertan en los diversos huesos del endoesqueleto de los vertebrados. Cuando los músculos se contraen, el exoesqueleto se mueve al nivel de sus articulaciones.

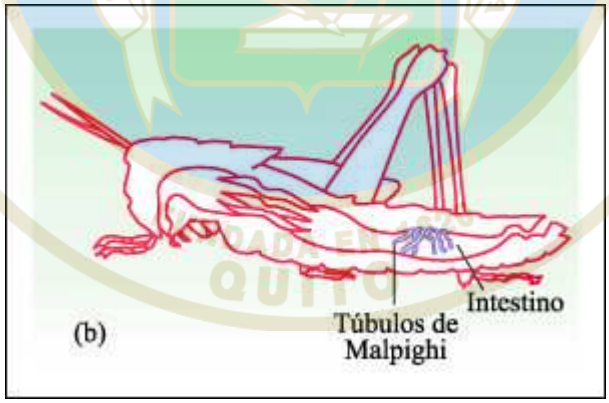
El exoesqueleto, sin embargo, tiene ciertas desventajas. No crece y, por tal motivo, debe ser descartado y vuelto a formar varias veces a medida que el animal crece y se desarrolla. El proceso que lleva a la formación de una nueva cutícula para despojarse de la vieja se conoce como muda.La muda culmina en la ecdisis, cuando el animal, al tragar agua o aire se hincha y rasga el exoesqueleto viejo debilitado. Luego de liberarse de la cutícula vieja, se hincha; así estira la nueva cutícula y aumenta de tamaño corporal. El animal recién emergido es particularmente vulnerable a los depredadores. La muda es un proceso costoso, en función del gasto metabólico que implica.

Los artrópodos se caracterizan por tener un sistema circulatorio abierto y un sistema nervioso que consiste en una serie de ganglios, un par por segmento, interconectados por un cordón nervioso ventral doble. Las tráqueas (tubos respiratorios tapizados por cutícula), las branquias laminares, los pulmones laminares y los túbulos de Malpighi (conductos excretores que llevan al intestino posterior) se encuentran casi exclusivamente en los artrópodos.



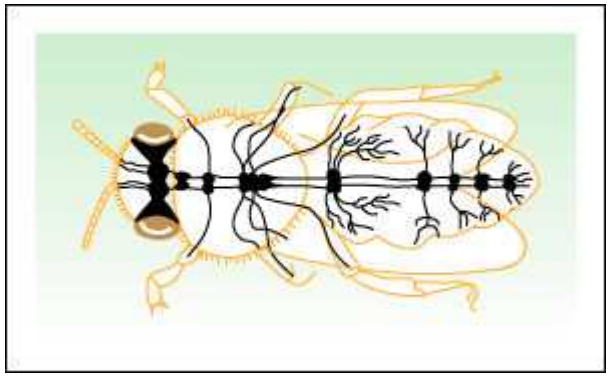
El sistema respiratorio traqueal, ejemplificado en un saltamontes.

La respiración se realiza por medio de un sistema de tubos internos (llamados tráqueas), que se encuentra casi exclusivamente entre los artrópodos terrestres. Las tráqueas habitualmente están ramificadas, como las que se encuentran aquí, y se abren al exterior por espiráculos que pueden cerrarse y así contribuir a conservar el agua. Los tubos están formados por cutícula y anillos espirales de cutícula engrosada, que los mantienen abiertos. Dado que entrega oxígeno directamente a las células, el sistema de tráqueas es uno de los sistemas respiratorios más eficientes del reino animal. Sin embargo, a medida que el animal aumenta de tamaño su eficiencia disminuye



Los túbulos de Malpighi.

Los túbulos de Malpighi representan otra característica casi exclusiva de los artrópodos aunque, al igual que las tráqueas, no se encuentra en todas las clases. Estos túbulos colectan agua y desechos nitrogenados del hemocele y los vacían en el intestino. Los desechos (en forma de ácido úrico o guanina) son excretados junto con las heces a través del ano.



El sistema nervioso de los artrópodos, ejemplificado en una abeja.

El cerebro consiste en tres pares fusionados de ganglios dorsales situados en la cabeza; el extremo anterior está constituido por una doble cadena de ganglios ventrales. Los ganglios están interconectados por dos haces de fibras nerviosas que corren a lo largo de la superficie ventral. A raíz de la naturaleza segmentaria del sistema nervioso del artrópodo, muchas funciones son controladas a nivel local y varias especies pueden desempeñar sus actividades normales después de haberse eliminado el cerebro.

Subdivisiones del phylum artropodos

Los artrópodos quelicerados carecen de antenas y de mandíbulas. El primer par de apéndices, los quelíceros, que forman pinzas o son agudos y semejantes a colmillos, se usan para morder a la presa. El segundo par son los pedipalpos, que pueden tener pinzas, estar modificados como patas locomotoras, o servir como órganos sensoriales o reproductores. Detrás de los pedipalpos, hay una serie de patas locomotoras articuladas.

Los segmentos del cuerpo se encuentran fusionado en dos tagmas: un cefalotórax anterior (o prosoma) y un abdomen posterior (u opistosoma). Éste no es segmentado en la mayoría de los quelicerados, pero es conspicuamente segmentado en los escorpiones. Excepto algunos ácaros, todos los quelicerados son carnívoros y los sexos casi siempre están separados. Todos los quelicerados restantes pertenecen a la clase Arachnida.

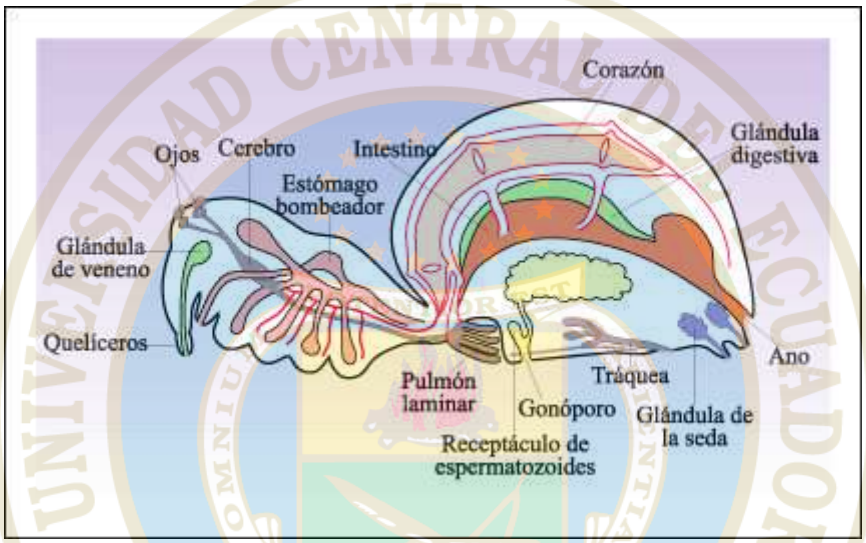
Los arácnidos, que incluyen arañas, ácaros (como las garrapatas) y escorpiones, entre otros, son casi todos terrestres, excepto unas pocas especies que han regresado al agua. Los arácnidos tienen cuatro pares de patas locomotoras y sus quelíceros y pedipalpos suelen estar altamente especializados. En las arañas, los conductos de un par de glándulas ponzoñosas se vacían a través de los quelíceros, que son afilados y puntiagudos; con ellos pueden morder y paralizar a la presa.

Los escorpiones usan sus pedipalpos para tomar y desmenuzar el alimento. Las arañas macho también usan los pedipalpos para transferir el semen a la hembra.

Las arañas, como la mayoría de los arácnidos, viven de una dieta completamente líquida. Todas son predadoras. La presa es mordida y frecuentemente paralizada por los quelíceros. Luego, las enzimas del intestino medio se vierten sobre los tejidos desgarrados para producir un caldo parcialmente digerido. Los tejidos licuados de la presa son bombeados al estómago y luego al intestino, donde se completa la digestión y se absorben los nutrientes.

Los arácnidos respiran por medio de tráqueas o pulmones laminares; ambas estructuras pueden coexistir en un mismo individuo. Los pulmones laminares son sacos que se originan de una invaginación del tegumento; la pared anterior se pliega formando una serie de placas en forma de hojas, entre las cuales circula el aire que entra y sale por acción muscular.

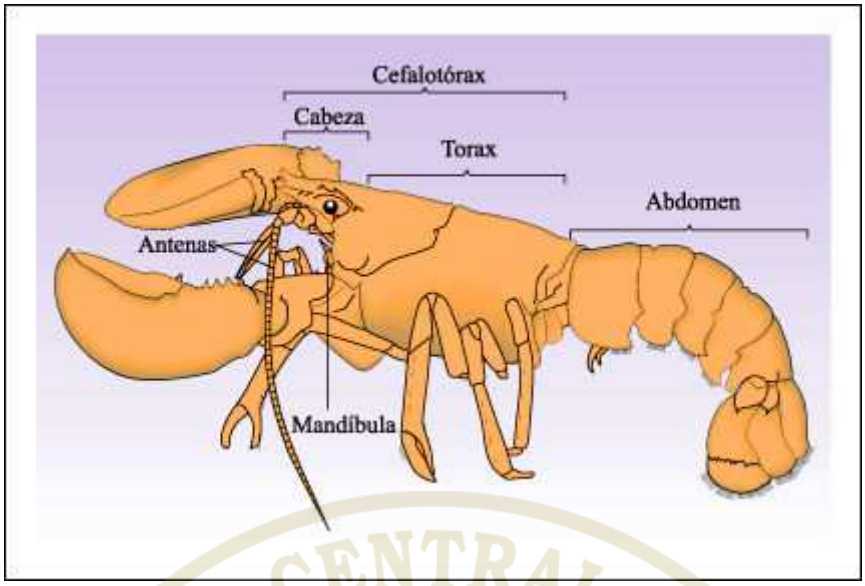
En la porción posterior de la superficie abdominal de la araña hay un grupo de glándulas "hileras", apéndices modificados de los cuales se exuda una proteína fluida que se polimeriza formando seda cuando se expone al aire. La seda se usa, no sólo para tejer las telas con las que atrapan a las presas, sino para otros propósitos como para hacer una línea de descenso por la cual la araña puede hacer un escape defensivo, una cuerda guía para indicar un curso, un hilo finísimo para aterrizar, bisagras para puertas trampa, sacos de huevos, un tapiz para sus nidos o un recubrimiento de sus presas o del alimento que los machos de ciertas especies ofrecen al cortejar a las hembras.



Una araña.

Los conductos de las glándulas de veneno se abren en los extremos de los quelíceros o próximos a éstos. El flujo de veneno es controlado voluntariamente por la araña. Sólo unas pocas arañas son peligrosas para los seres humanos; tal vez las más peligrosas son los miembros de la especie conocida comúnmente como "viuda negra".

Las 25.000 especies de crustáceos incluyen cangrejos, langostinos, langostas, camarones, centollas, percebes, pulgas de agua (Daphnia) y algunas formas más pequeñas. Algunos crustáceos, tales como los conocidos bichos bolita o cochinillas de tierra, están adaptados a la vida en ambientes terrestres húmedos. Los crustáceos difieren de los mandibulados terrestres -como los insectos que veremos más adelante- en que tienen patas, o apéndices semejantes a patas, en el abdomen al igual que en el tórax, y tienen dos pares de antenas en comparación con el único par de los insectos. Muchos presentan caparazones. En los crustáceos, los sexos habitualmente están separados.



Un crustáceo representativo, el bogavante americano, Homarus americanus.

El bogavante tiene dos pares de antenas (que no son verdaderos apéndices) y 17 pares de apéndices que incluyen piezas bucales y patas especializadas en la alimentación, locomoción y natación. Los primeros 13 segmentos se unen dorsalmente en una combinación de cabeza y tórax -el cefalotórax-. Un pesado escudo o caparazón surge desde la cabeza y cubre el tórax. El abdomen consiste en 6 segmentos -diferenciados pero similares- y un telson terminal, que tiene el ano en su base. Los apéndices tienen distintas funciones: las antenas tienen funciones sensoriales; las mandíbulas, la maxilula y la maxila trituran el alimento. Como en todos los artrópodos, las mandíbulas se mueven lateralmente, abriéndose y cerrándose de lado a lado como un par de pinzas de hielo. El cefalotórax tiene 3 pares de maxilipedios y 5 pares de patas locomotoras o pereiopodos, de las cuales el primer par está modificado y forma pinzas (una de mayor tamaño para defensa y para triturar alimento y otra más pequeña, con dientes más filosos, que atrapa y desmenuza la presa). Los otros 2 pares de patas locomotoras tienen pequeñas pinzas que también pueden capturar presas. El último par de patas locomotoras, los pleópodos, sirven también para limpiar los apéndices del abdomen y como aletas en la natación. Las pinzas y el abdomen presentan músculos estriados grandes muy poderosos. Cualquiera de los apéndices puede regenerarse al cabo de una serie de mudas si se pierde y, frecuentemente, el bogavante es capaz de seccionar (autotomizar) un apéndice atrapado por un depredador para poder escapar.

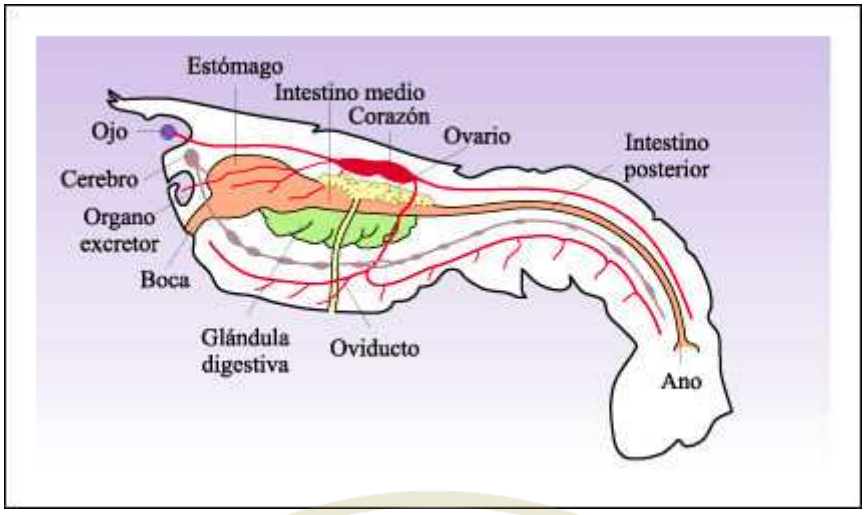


Diagrama que representa la anatomía interna del bogavante.

En el tubo digestivo, el intestino anterior y el posterior están revestidos de cutícula. En consecuencia, la mayor parte del alimento se absorbe a través del intestino medio y de las células del hepatopáncreas, una gran glándula digestiva que se origina a partir de un par de divertículos del intestino medio. La respiración se realiza cuando fluye el agua a través de los 20 pares de branquias plumosas, insertas en o cerca de la base de las patas. En la cabeza hay un par de órganos excretores; los desechos extraídos de la sangre son colectados en una vejiga y excretados por un poro en la base de cada una de las segundas antenas.

A diferencia de otros grupos de artrópodos, casi todos los crustáceos son acuáticos; sin embargo, algunos cangrejos son anfibios o terrestres. Los cangrejos anfibios continúan respirando por branquias, llevando agua en sus cavidades torácicas con la que mantienen las branquias húmedas. Los cangrejos terrestres verdaderos carecen de algunas de las estructuras branquiales, pero poseen un área de tejido epitelial muy vascularizado a través del cual se intercambian los gases.

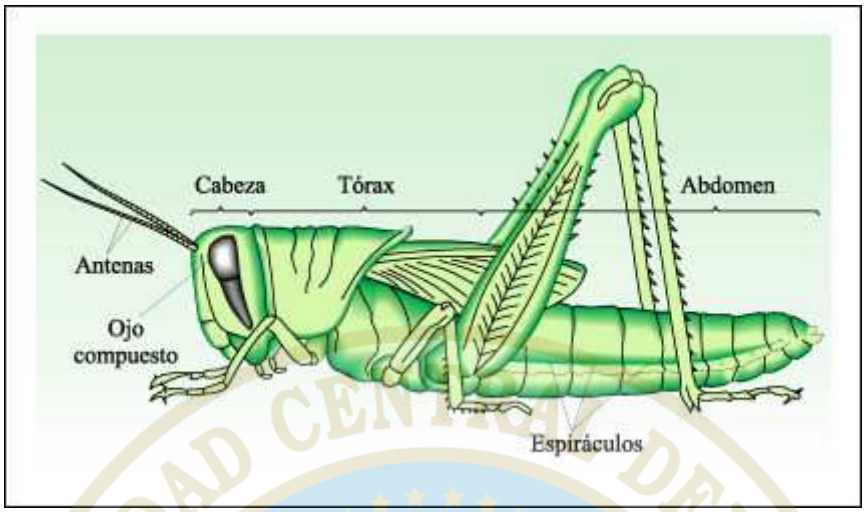
Los mandibulados terrestres se identifican por su único par de antenas y por sus mandíbulas las que difieren de las de los crustáceos. Respiran a través de tráqueas y su excreción se efectúa por medio de túbulos de Malpighi. Además de los insectos, hay cuatro clases más pequeñas de mandibulados terrestres, relativamente poco especializados. En estos artrópodos ha habido poca tagmosis y sus cuerpos consisten en una región cefálica, seguida de un tronco alargado con muchos segmentos diferenciados, todos más o menos semejantes. Con pocas excepciones, todos los segmentos tienen apéndices pares. Los miembros de estas cuatro clases se conocen colectivamente como miriápodos ("con muchos pies").

Los miriápodos más familiares son los ciempiés, clase Chilopoda (Quilópodos) y los milpiés, clase Diplopoda (Diplópodos). Las aproximadamente 3.000 especies de ciempiés tienen preferencia por los lugares húmedos, debajo de los troncos o rocas, o en sótanos. Todos son carnívoros, se alimentan de cucarachas y otros insectos, así como de anélidos de cuerpo blando.

Los insectos son los únicos invertebrados capaces de volar.

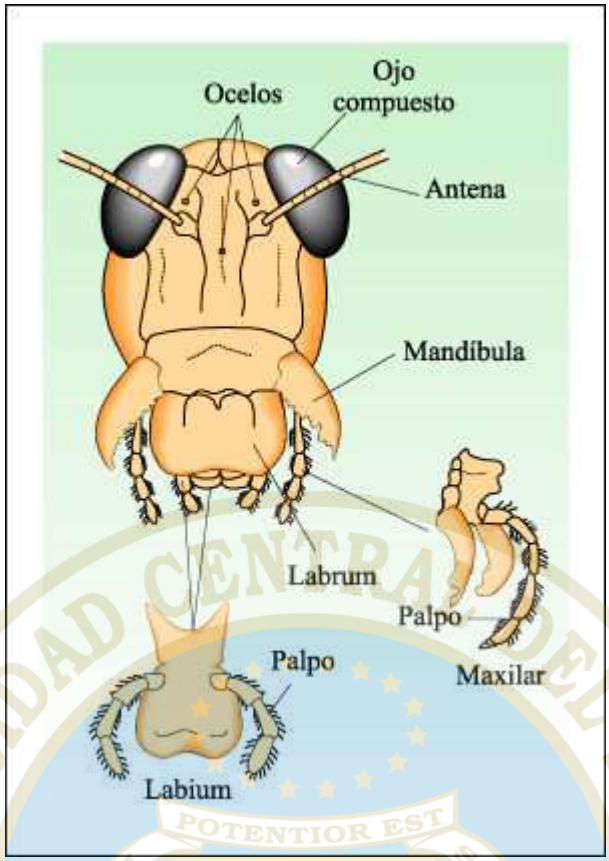
Hay aproximadamente 30 órdenes de insectos, de los cuales los cuatro mayores son Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera y Coleoptera. Los dípteros ("con dos alas") incluyen las moscas, jejenes y mosquitos. Los lepidópteros ("con alas escamosas") son las polillas y las mariposas. Los himenópteros ("con alas membranosas")

incluyen hormigas, avispas y abejas, muchas de cuyas especies viven en sociedades complejas. La mayoría posee un par de alas anteriores protectoras duras, que permanecen elevadas durante el vuelo, y un par de alas posteriores membranosas que usan para impulsarse.



Un saltamontes.

En el saltamontes, un insecto, la cabeza está formada por seis segmentos fusionados que tienen apéndices especializados en la gustación y la masticación. Cada uno de los tres segmentos del tórax tiene un par de patas (tres en total) y los dos primeros llevan un par de alas cada uno(en el saltamontes las alas anteriores están semiendurecidas como cubiertas protectoras de las alas posteriores membranosas). Los espiráculos del abdomen se abren en una red de túbulos revestidos de cutícula, a través de los cuales circula el aire a los distintos tejidos del cuerpo. Este tipo de sistema respiratorio tubular se encuentra en los mandibulados terrestres y en algunos arácnidos. La excreción se realiza a través de los túbulos de Malpighi que se vacían en el intestino posterior.

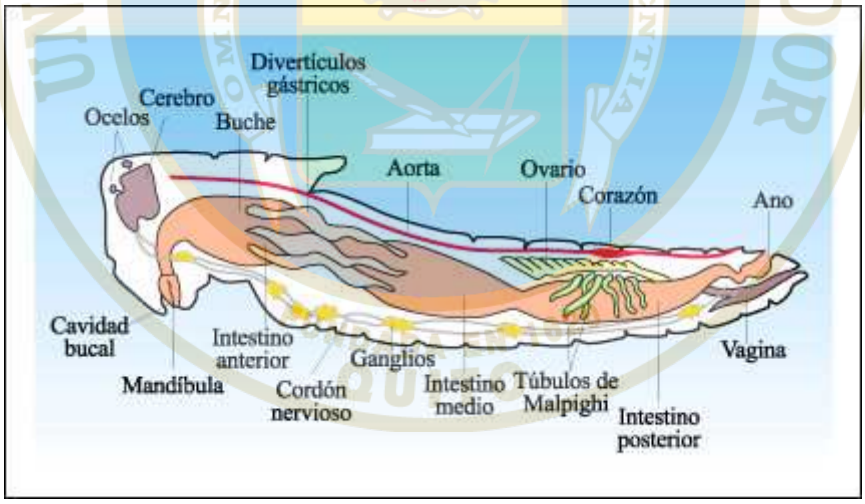


Piezas bucales de un saltamontes.

Las mandíbulas son apéndices trituradores. El labium y el labrum son los labios inferior y superior. Las maxilas hacen pasar el alimento a la boca y los palpos contribuyen a la gustación y manejo del alimento.



Fotografía de un saltamontes comiendo. Nótese cómo utiliza los palpos en el manejo del alimento.



La anatomía interna de un insecto, ejemplificada en el saltamontes.

Los ciclos biológicos de los insectos son fundamentalmente diferentes de aquellos de los invertebrados marinos, particularmente de las formas que cuando alcanzan el estado adulto son sésiles o de movimiento lento. Aunque muchas larvas de invertebrados marinos se alimentan, su principal actividad parece ser la invasión y selección de nuevos hábitat a cierta distancia del hábitat del progenitor. Estas larvas pueden migrar a grandes distancias y esto resulta en una dispersión de la especie en un área amplia.

Las formas inmaduras de la mayoría de los insectos, en contraste, tienen una movilidad limitada y, habitualmente, pasan a través de las distintas etapas del desarrollo muy cerca del lugar donde la hembra depositó originalmente los huevos, a veces exactamente en ese mismo lugar. La capacidad de volar les ha conferido a la mayoría de los insectos adultos una movilidad extraordinaria. Una ventaja evidente del vuelo es el hecho de facilitar la localización de una pareja o de nuevos hábitat en los cuales depositar sus huevos, asegurando así la dispersión.

En todos los insectos los sexos están separados. En muchos de ellos se ha desarrollado un cierto grado de cuidado de la cría por parte de los progenitores por lo que uno de ellos, o ambos, protegen o alimentan a la progenie, o hacen ambas tareas a la vez. Entre las termitas, hormigas, avispas y abejas, este cuidado se encuentra en un contexto social complejo, en el que es característica una división sustancial del trabajo.

Los insectos jóvenes en crecimiento a menudo sufren una metamorfosis. El grado de cambio es diferente en los distintos órdenes de insectos. En algunas especies, los jóvenes, aunque sexualmente inmaduros, se parecen a adultos pequeños y aumentan de tamaño por una serie de mudas, hasta que alcanzan su tamaño máximo. En el saltamontes, por ejemplo, los recién nacidos son ápteros -sin alas- y las alas comienzan a desarrollarse en etapas inmaduras posteriores; alcanzando su total desarrollo en el estadio adulto, en el que son funcionales. En todos los otros aspectos son similares al adulto. Estas formas inmaduras, incapaces de reproducirse, se conocen como larvas. Se dice que los insectos que alcanzan el estadio adulto gradualmente con las sucesivas mudas tienen metamorfosis incompleta. Sin embargo, casi el 90% de las especies de insectos presentan una metamorfosis completa y los adultos son drásticamente diferentes de las formas inmaduras. Estas formas de alimentación inmaduras -las larvas- se conocen comúnmente como orugas. Después del período larval, el insecto sufre la metamorfosis completa y pasa a un estado de pupa, en el cual ocurre una remodelación extensa del organismo. El insecto adulto (maduro sexualmente) emerge de la pupa. En muchos casos, los huevos o las pupas (que no se alimentan) son capaces de soportar épocas desfavorables, como por ejemplo, estaciones frías o secas.



Ciclo biológico de Heliconius ismenius , mariposa de América Central. Su ciclo vital comienza con el apareamiento de mariposas macho y hembra.



La fecundación es interna y los óvulos fecundados pasan las etapas tempranas de su desarrollo dentro de una vaina ovígera gomosa.



La oruga recién nacida, o forma larval, come, crece y continúa su desarrollo.



Tercera intermuda, o sea, la oruga después de su segunda ecdisis.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO



Cuando está lista para pasar a pupa, la oruga se suspende boca abajo de una hoja mediante un penacho de seda.



Dentro de la pupa ocurre la metamorfosis a mariposa, a través de la remodelación de los tejidos de la oruga. La mariposa adulta que emerge es igual a a), es la forma de reproducción sexual, lista para comenzar el ciclo una vez más.

La primera forma es el embrión dentro del huevo. La segunda forma es la larva, el animal que nace del huevo; las larvas se alimentan y crecen. Durante el curso de su crecimiento, la larva muda un número característico de veces. Luego, cuando la larva ha crecido completamente, muda y forma la pupa. En muchas especies, pero no en todas, la pupa está encerrada en un capullo u otra cubierta protectora. Durante la etapa de pupa, que externamente parece inerte, muchas de las células larvales se desintegran y grupos de células completamente nuevas, que se encontraban en reserva en el embrión, comienzan a proliferar y usan el tejido larval en degeneración como medio de cultivo. Estos grupos de células desarrollan las estructuras complejas características del adulto, tales como las alas o los ojos compuestos, entre otras.

La muda y la metamorfosis están bajo el control hormonal.Al igual que la mayoría de los procesos controlados por hormonas, la muda y la metamorfosis son el resultado final de la interacción de varias sustancias: la hormona cerebral, la hormona de la muda -o ecdisona- y la hormona juvenil.

Razones del éxito de los artrópodos

¿Por qué los artrópodos, en general, y los insectos, en particular, han tenido un éxito tan espectacular entre los invertebrados? Una razón importante es, sin duda, la naturaleza del exoesqueleto, que es impermeable al agua, provee protección y hace posible la evolución de los muchos apéndices finamente articulados, característicos de este phylum.

Otra razón, que se aplica especialmente a los insectos, es su pequeño tamaño, la alta especificidad de la dieta y otros requerimientos de cada especie. En consecuencia, muchas especies diferentes pueden vivir en un único ambiente pequeño sin competir unas con otras. Las piezas bucales variadas y altamente especializadas son un reflejo de esta especificidad en la dieta.

La diversidad de los insectos y la especificidad de sus requerimientos puede ser, en parte, una respuesta evolutiva a la gran diversidad de microambientes proporcionados por las plantas vasculares. Hay sólo 235.000 especies de angiospermas pero, además, la estructura de cada planta es tan compleja que suministra una variedad de recursos que pueden ser explotados por insectos con diferentes requisitos y adaptaciones. Éste es un ambiente mucho más rico que el de altamar, las costas marinas o el suelo. Los recursos ofrecidos por las plantas vasculares fueron, en efecto, un laboratorio evolutivo en el que pudieron ensayarse numerosísimas variaciones, que originaron la diversidad de adaptaciones que vemos actualmente. Este proceso, por supuesto, continúa.

Otro factor del éxito de los insectos es la metamorfosis completa que ocurre en la vasta mayoría de sus especies. En ellas, las adaptaciones para la alimentación y el crecimiento que se encuentran en las larvas, están separadas de las adaptaciones para la dispersión y la reproducción que se encuentran en los adultos. Otra consecuencia de la metamorfosis completa es que los requerimientos dietarios y otros de las larvas y de los adultos de la misma especie son tan diferentes que no compiten entre sí. En efecto, ocupan ambientes diferentes.

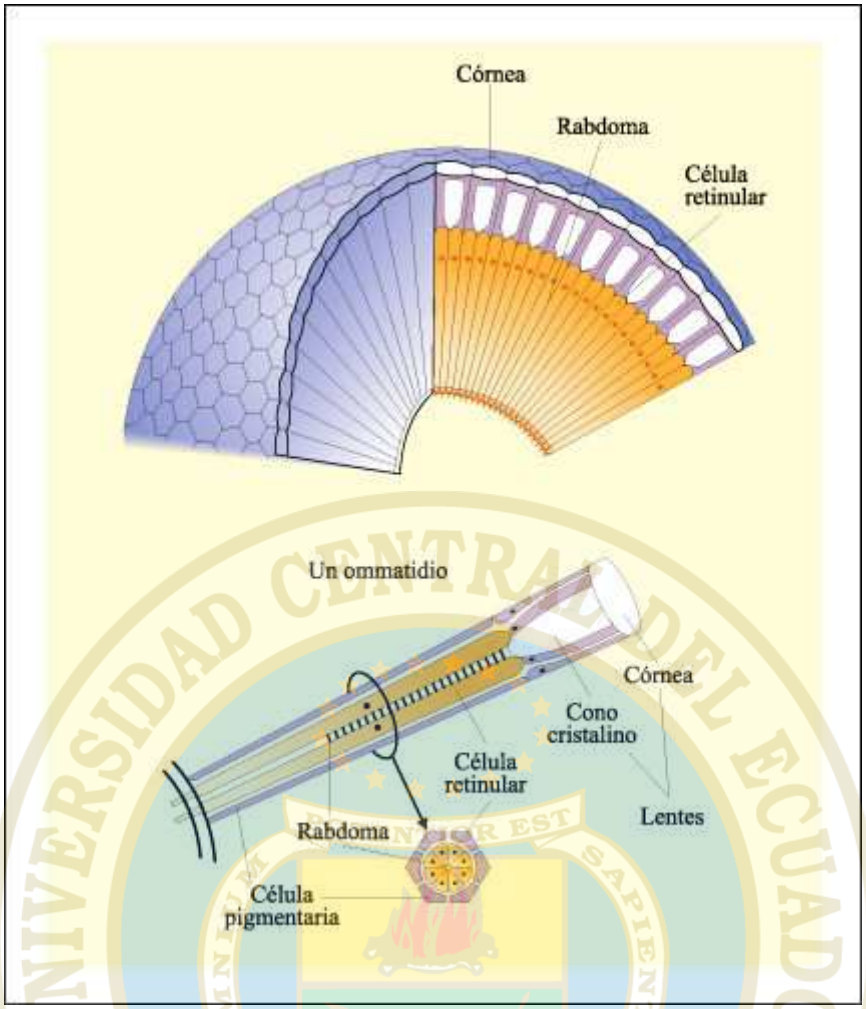
Una razón final del éxito es, indudablemente, el sistema nervioso de los artrópodos con su delicado control sobre los varios apéndices y los muchos órganos sensoriales altamente sensibles que se encuentran en gran diversidad a través del phylum.

El órgano sensorial más conspicuo de los artrópodos es el ojo compuesto, que es característico de este phylum. Los ojos compuestos están formados por múltiples estructuras de enfoque, cada una de ellas asociada a un número reducido de células fotorreceptoras; cada unidad constituye un ommatidio. El ommatidio es la unidad estructural básica del ojo compuesto.



La cabeza de Drosophila, como se ve con el microscopio electrónico de barrido.

Nótense los grandes ojos compuestos a cada lado de la cabeza que se observan en la fotografía. Aunque los ojos del insecto no pueden cambiar de foco, pueden definir objetos situados a sólo un milímetro de distancia de la lente, adaptación útil para un insecto.



Estructura del ojo compuesto.

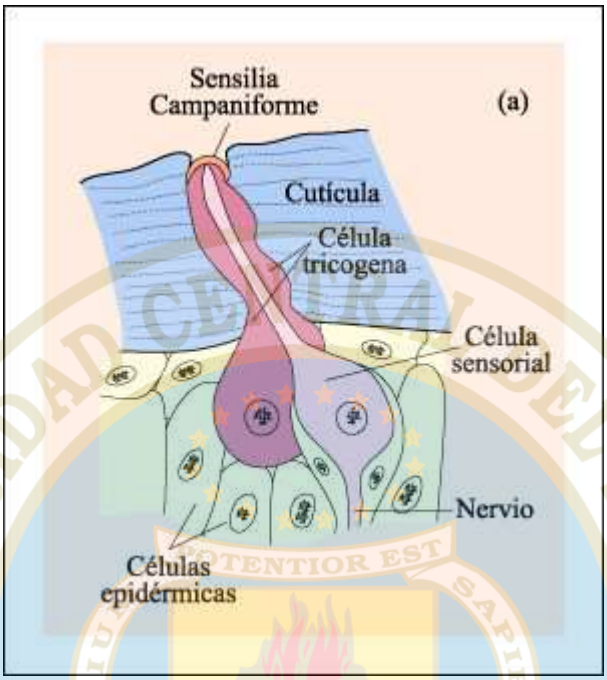
El ojo compuesto está formado por un gran número de unidades estructurales y funcionales llamadas ommatidios. Cada ommatidio tiene su propia lente, la córnea, que forma una de las facetas del ojo compuesto, además de otra lente, el cono cristalino. Ambas lentes enfocan la luz. La parte de las células retinulares sensible a la luz es el rabdoma. El estímulo es transmitido por los axones de las células retinulares al sistema nervioso central. El ommatidio está rodeado por células pigmentarias que impiden que la luz viaje de un ommatidio a otro.

Los artrópodos tienen además otros dos tipos de órganos visuales con distinto origen embrionario: los ocelos dorsales -exclusivos de algunos insectos adultos y coexistentes con los ojos compuestos- y los ojos simples. Los ojos simples, "tipo cámara" se caracterizan por poseer una única estructura de enfoque -o lente- compartida por la totalidad de los fotorreceptores que forman la retina. Desde el punto de vista funcional, los ocelos dorsales se caracterizan por estar desenfocados. Por esta razón, no forman imagen, algo que sí ocurre en los ojos simples. Esta incapacidad de los ocelos permite, sin embargo, diferenciar, por ejemplo, el área por encima del horizonte (cielo) de la que se encuentra por debajo (tierra). De esta manera, funcionan como detectores del horizonte y, de este modo, pueden asistir a la estabilización del vuelo.

La superficie corporal de los artrópodos terrestres frecuentemente está cubierta por unidades receptoras sensoriales conocidas como sensilias -"pequeños órganos

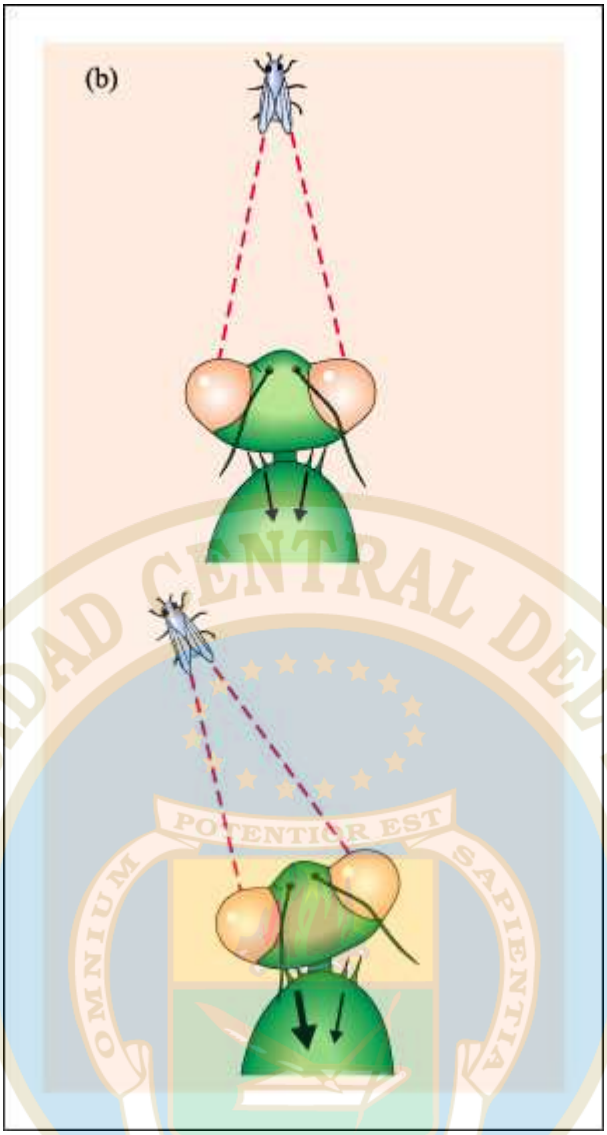
sensoriales"-. La mayoría de las sensilias tienen forma de espinas finas o sedas, compuestas por columnas huecas de cutícula.

Los propioceptores son receptores sensoriales que proveen información acerca de la posición de distintas partes del cuerpo y de las tensiones y presiones que se ejercen sobre ellas. Un tipo de sensilia común en los artrópodos es la sensilia campaniforme.



Sensilias campaniformes, un tipo de receptores de estímulos mecánicos comunes en los artrópodos.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
OMNIUM TENTIOR EST SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO

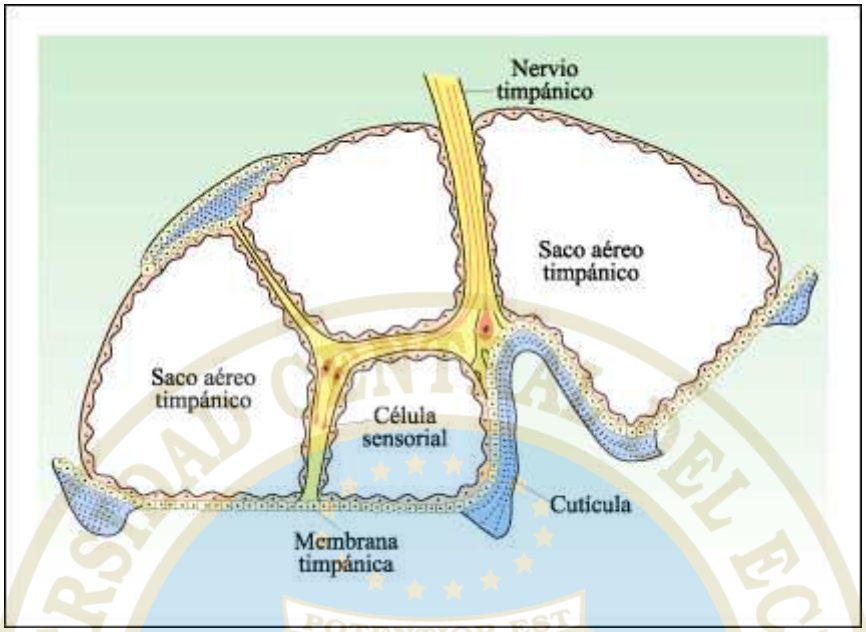


Mecanismo de la Mantis religiosa para localizar a un insecto

Dado que sus ojos no se mueven, la Mantis religiosa debe mover su cabeza entera para tener a su víctima en visión binocular. El movimiento de su cabeza envía impulsos a las patas a través de pelos propioceptivos de la cabeza y el tórax. El movimiento de sus patas es así automáticamente coordinado con la posición de su presa, confiriendo a la mantis la capacidad de apresar velozmente a una víctima con un zarpazo adecuado.Los artrópodos, particularmente los insectos, presentan formas complejas de comunicación. Varias especies, tales como las langostas, los saltamontes y los grillos, se llaman unos a otros con sonidos producidos al raspar entre sí sus patas o sus alas, o al frotarlas contra sus cuerpos. El reconocimiento de un sonido puede basarse en su patrón, su ritmo o su frecuencia. Los insectos producen cantos y responden a melodías apropiadas sin haberlas escuchado previamente.

Los receptores de sonido más simples en un artrópodo son las sensilias con pelos táctiles que vibran cuando las golpean las moléculas del aire en movimiento; a su vez, las vibraciones de estos pelos disparan impulsos eléctricos en el sistema nervioso del animal.

Otros insectos tienen estructuras especiales que responden a los cambios de presión en las ondas sonoras; estas estructuras, que pueden estar localizadas sobre las patas, el tórax o el abdomen, se conocen como órganos timpánicos. En estos órganos, una membrana fina, el tímpano, se extiende a través de uno o más sacos aéreos cerrados.



El receptor sonoro más complejo de los insectos es el órgano timpánico.

Los sacos aéreos timpánicos están cubiertos por un tambor membranoso y las células sensoriales están dispuestas de tal manera en el órgano, que son estimuladas por movimientos del tambor o las paredes del saco aéreo. Los órganos timpánicos responden a cambios de presión del medio. Esto es un corte transversal del órgano timpánico de una polilla noctuida.

Algunas de las muchas sensilias que podemos encontrar en un insecto presentan pequeños poros sobre su superficie. A través de estos poros, moléculas presentes en el entorno se pueden unir a sitios específicos de reconocimiento, ubicados en la membrana de las células asociadas a tales sensilias. Los receptores químicos pueden cumplir funciones de detección de sustancias presentes sobre una superficie -quimiorreceptores de contacto- o disueltos en el aire o el agua -quimiorreceptores olfativos-. Los primeros pueden estar asociados al reconocimiento del alimento -por lo que a veces son llamados "gustativos"- o a otras señales, tales como marcas que dejan algunos insectos sobre ciertas superficies o sendas. Los quimiorreceptores olfativos a veces están especializados en la detección de compuestos variados, incluyendo alimento y señales de comunicación, y se localizan mayormente en las antenas del insecto.

Muchos insectos se comunican por sustancias químicas conocidas como feromonas.

Capítulo 34. El reino animal IV: los deuteróstomos

Cuatro grupos de animales tienen desarrollo deuteróstomo; ellos son: Echinodermata, Chaetognatha, Hemichordata y Chordata.

Los equinodermos incluyen los lirios de mar y las estrellas pluma, las estrellas de mar, las estrellas frágiles, los erizos de mar y los dólares de arena, y los pepinos de mar. Aunque los equinodermos tienen larvas con simetría bilateral, las formas adultas de la mayoría de las especies tienen simetría radial, con un plan corporal pentámero.

El phylum Chaetognatha comprende a los gusanos flecha. Los gusanos flecha tienen tres regiones corporales distintas y están entre los predadores más activos del plancton marino.

Los hemicordados comprenden convencionalmente a los pequeños Pterobranchia -formas sésiles con tentáculos- y a los Enteropneusta -de vida libre con forma de gusano-. Sin embargo, la relación entre ambos grupos no es completamente clara. Los hemicordados presentan características que comparten con equinodermos y cordados. Sus larvas, las cavidades celómicas de algunos miembros del phylum, y porciones del sistema nervioso se asemejan a las de los equinodermos. Sin embargo, los hemicordados comparten el cordón nervioso dorsal (no ventral) con los cordados, así como una faringe con hendiduras branquiales.

El phylum Chordata comprende tres subphyla: Cephalochordata (peces lanceta), Urochordata (tunicados) y Vertebrata (vertebrados). Las características fundamentales de los cordados son la notocorda -una varilla longitudinal flexible que corre ventralmente con respecto al cordón nervioso y sirve como eje estructural del cuerpo (presente sólo en la vida embrionaria de la mayoría de los vertebrados)-, el cordón nervioso -un tubo hueco localizado dorsalmente- y la presencia de cola.

Los vertebrados, el mayor grupo de cordados, se caracterizan por una serie de rasgos en la región cefálica; en la gran mayoría, se desarrolla una columna vertebral y un cráneo que protege al cerebro. Los vertebrados incluyen a los peces (tres clases vivientes), los anfibios, los reptiles, las aves y los mamíferos.

Algunos peces óseos devónicos, precursores de los anfibios, se adaptaron a vivir en aguas poco profundas y esos caracteres adaptativos -incluyendo la presencia de pulmones y el reforzamiento de las estructuras esqueletarias- parecen haber favorecido su transición a la tierra. La mayoría de los anfibios modernos están adaptados en forma incompleta a la vida terrestre y deben pasar parte de su ciclo vital en el agua. La aparición del huevo amniota en un grupo de tetrápodos posibilitó que los vertebrados conquistaran más completamente los ambientes terrestres. La diversificación de los amniotas finalmente originó no sólo una gran variedad de reptiles (muchos de los cuales se extinguieron hace aproximadamente

65 millones de años) y sinápsidos no mamíferos, sino también sus descendientes: las aves y los mamíferos.

Phylum Echinodermata (equinodermos): animales de "piel espinosa"

Los equinodermos incluyen las estrellas pluma y los lirios de mar (crinoideos), las estrellas de mar (asteroideos), las estrellas frágiles (ophiuroideos), los erizos de mar y los dólares de arena (echinoideos) y los pepinos de mar (holothuroideos).

La mayoría de los equinodermos adultos tienen simetría radial, pero con algunos indicios de bilateralidad. Sin embargo, las larvas presentan simetría bilateral. Durante el desarrollo, diferentes partes del cuerpo de la larva crecen a diferentes velocidades, preparando el camino para los cambios en la simetría del cuerpo.

En el momento de la metamorfosis, las larvas se fijan temporariamente a una superficie sólida; luego se transforman rápidamente en adultos con una simetría radial pentámera. Se cree que los equinodermos han evolucionado a partir de una forma móvil de simetría bilateral, que posteriormente se adaptó a una vida sésil. Ese estadio fijo en la evolución de los equinodermos, que tendría alimentación filtrante, se habría beneficiado con la adquisición de una simetría radial. Esta simetría se habría desarrollado alrededor del punto de fijación y habría dejado al organismo igualmente expuestoa los factores del medio.

Subsecuentemente, algunos equinodermos - como las estrellas de mar y los erizos de mar- podrían haberse vuelto móviles nuevamente. Siguiendo esta línea de razonamiento, uno podría esperar un probable regreso a la simetría bilateral en este grupo y, efectivamente, esto se ve hasta cierto punto en los cuerpos alargados, blandos de los pepinos de mar.

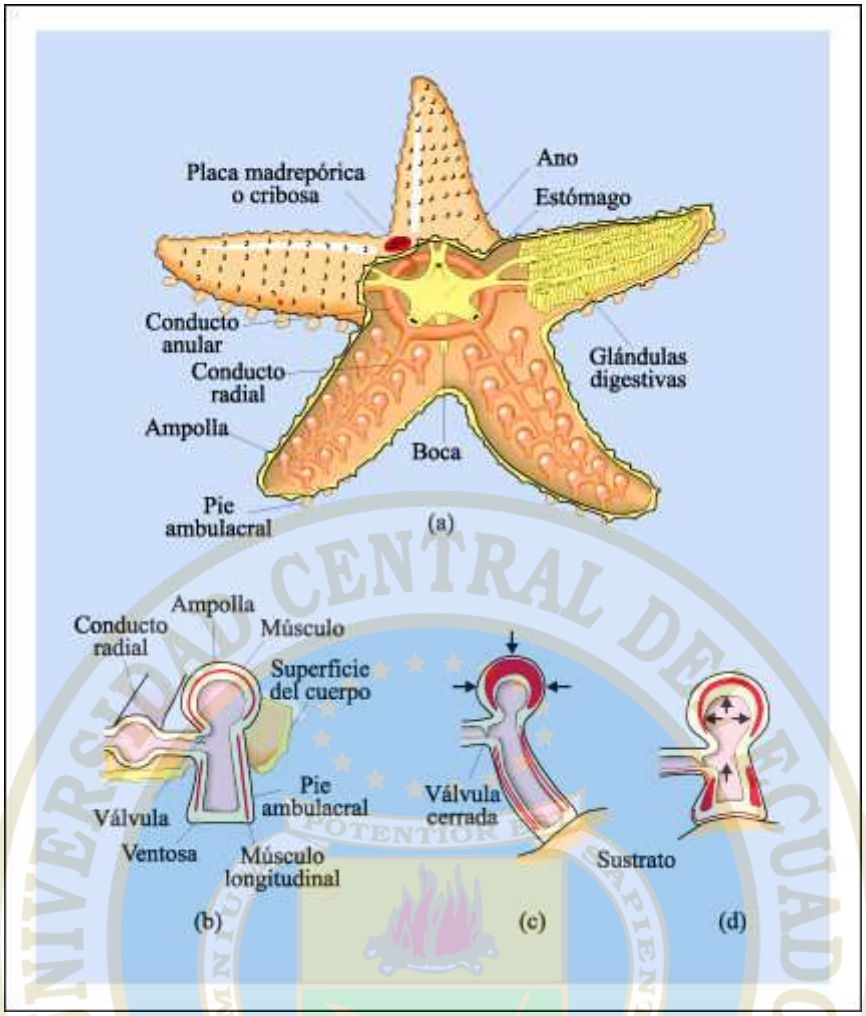
Los rasgos característicos de los equinodermos se ven claramente en uno de los representantes más familiares: la estrella de mar, aunque es posible que ese plan de organización se encuentre modificado con respecto al de los primitivos equinodermos.



El plan corporal de cinco partes, bien visible en la estrella de mar que se muestra aquí, es característico de la mayoría de los equinodermos vivientes.

Los equinodermos se caracterizan por un esqueleto calcáreo interno, de origen mesodérmico, formado por placas que toman la forma de una red tridimensional, un sistema vascular acuífero de canales y pies ambulacrales.

El sistema vascular acuífero es una característica única de todos los equinodermos. Este sistema consiste en una red de tubos cuya cavidad de origen celómico es hidrostáticamente continua con el agua circundante. Estos tubos conducen a los pies ambulacrales, peculiares estructuras musculares que cumplen diferentes funciones. En las estrellas de mar, cumplen una función locomotora



La locomoción en las estrellas de mar es llevada a cabo por el sistema vascular acuífero.

a) Cinco conductos radiales, uno para cada brazo, conectan el conducto anular con numerosos pares de pies ambulacrales -cilindros huecos, de paredes gruesas, que terminan en ventosas-.Las ventosas están en el extremo de cada pie ambulacral y por medio de ellas se adhieren al sustrato. b) En el otro extremo se encuentra un saco muscular redondeado, la ampolla. c) Cuando la ampolla se contrae, el agua que contiene -que no puede volver al canal radial porque una válvula se lo impide- entra a presión en el pie ambulacral. Esto endurece y estira al pie, otorgándole suficiente rigidez como para sostener la marcha. d) Los músculos del pie se contraen después, obligando al agua a retornar a la ampolla y originar la succión que mantiene el pie adherido al sustrato. Cuando los pies ambulacrales se implantan sobre una superficie dura, tal como una roca o la concha de una almeja, las contracciones de los músculos en la base de cada pie ejercen suficiente fuerza colectivamente como para que la estrella de mar avance o pueda abrir las valvas de un molusco bivalvo. Cuando ataca a los bivalvos, que son su dieta básica, la estrella de mar evierte su estómago a través de su abertura bucal e introduce el tejido estomacal en la abertura que ha logrado formar entre las conchas del bivalvo. Los tejidos estomacales pueden insinuarse a través de una hendidura de hasta 0,1 milímetro para digerir el tejido blando de la presa.

Cada brazo contiene un par de glándulas digestivas y también un cordón nervioso, con una mancha ocular en su extremo. Estas manchas oculares son los únicos órganos sensoriales, estrictamente hablando, de la estrella de mar, pero la

epidermis contiene miles de células neurosensoriales vinculadas al tacto, la fotorrecepción y la quimiorrecepción. Los sexos están separados en la mayoría de los equinodermos, pero algunos asteroideos son ocasionalmente hermafroditas.

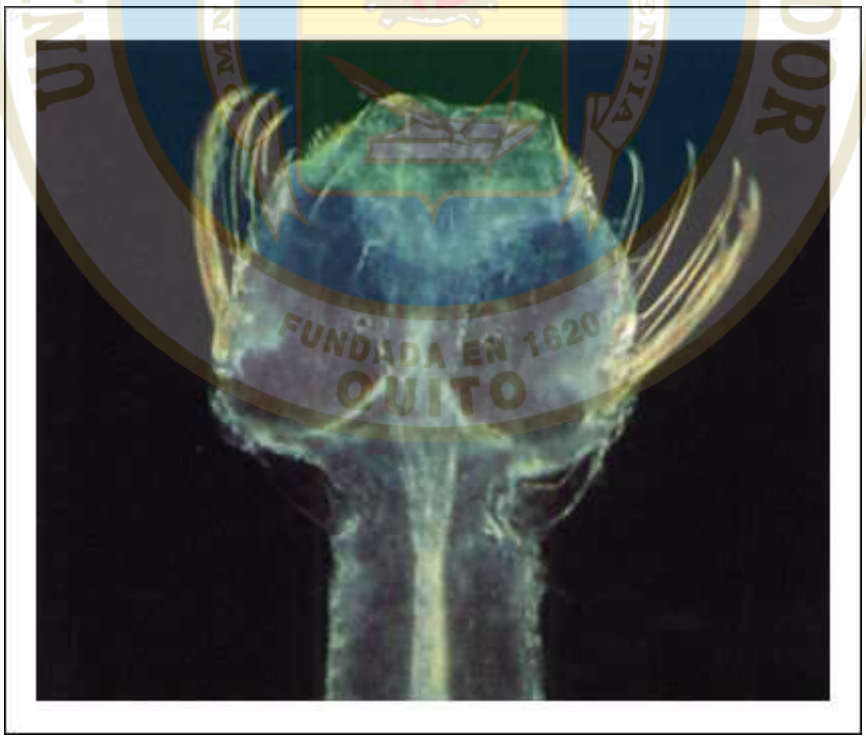
La respiración se lleva a cabo por numerosas proyecciones dactiliformes pequeñas - las branquias dérmicas- protegidas por espinas. La eliminación de los desechos está a cargo de células ameboides que circulan en el fluido celómico capturando los desperdicios y escapando luego a través de las delgadas paredes de las branquias dérmicas, donde esos despedicios son eyectados.

Phylum Chaetognatha (quetognatos): gusanos flecha

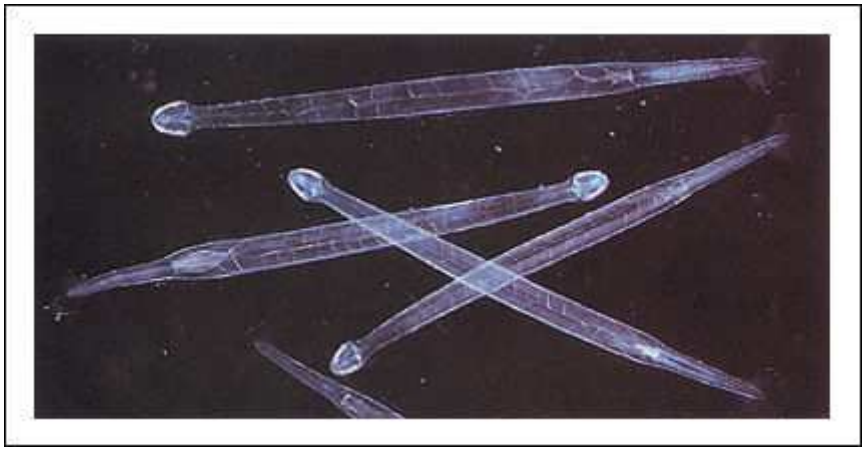
Los gusanos flecha no son segmentados, pero sus cuerpos, de simetría bilateral, tienen tres regiones distintas: cabeza, tronco y cola; las dos últimas regiones presentan aletas de origen epidérmico reforzadas por radios. Su desarrollo embrionario los identifica como deuteróstomos, pero no parecen estar cercanamente relacionados con ningún otro phylum de deuteróstomos.

Todos los gusanos flecha son hermafroditas y, en algunas especies, ocurre autofecundación. La progenie joven se asemeja a adultos en miniatura y, sin pasar por un estado larval diferente, comienzan con rapidez una vida de depredación activa.

Los gusanos flecha son un componente importante del plancton marino; se alimentan de copépodos y, en ocasiones, de pequeños peces. Habitualmente se alimentan cerca de la superficie durante la noche, descendiendo a aguas más profundas durante el día.



Un gusano flecha está maravillosamente equipado para sus actividades depredadoras.



Gusanos flecha.

La cabeza tiene dos ojos grandes en la superficie dorsal y numerosas espinas agudas, que usa para arponear a la presa. Dentro de la cámara que lleva a la boca se encuentran fuertes dientes.

Phylum Hemichordata (hemicordados): gusanos bellota

Los hemicordados tienen particular interés desde el punto de vista evolutivo porque tienen rasgos característicos de los equinodermos y de los cordados. Algunos de los hemicordados tienen larvas ciliadas que son casi idénticas a las larvas de la estrella de mar. Además, las cavidades celómicas de los tentáculos de los pterobranquios suministran un soporte hidrostático semejante al sistema vascular acuífero de los equinodermos, aunque no presentan pies ambulacrales.

El sistema nervioso de los hemicordados es, en algunos aspectos, similar al de los equinodermos, pero incluye cordones nerviosos ventral y dorsal que están unidos por un anillo en el límite posterior del collar. En el resto del reino animal, sólo en los cordados existe un cordón nervioso principal en el lado dorsal del cuerpo. El cordón nervioso dorsal de los cordados es hueco, a diferencia de los cordones nerviosos ventrales de otros animales, que son sólidos. En algunos hemicordados, la porción anterior del cordón dorsal también es hueca.

La evidencia más fuerte de una relación estrecha entre los hemicordados y los cordados la proporciona la faringe, una estructura de la porción anterior del tronco, que está perforada por orificios denominados hendiduras branquiales. El tejido muy vascularizado que circunda a las hendiduras sirve como aparato de intercambio de gases respiratorios, mientras que los orificios permiten la salida del agua que entra por la boca. Como veremos, esta faringe perforada también está presente en los cordados.

Todos los hemicordados son marinos. Los Pterobranchia forman parte del bentos de aguas profundas; los Enteropneusta son cavadores en aguas más superficiales. En los enteropneustos el cuerpo está dividido en tres regiones: una probóscide, con la cual el animal excava en los sedimentos oceánicos, un collar corto y un tronco largo. Los pterobranquios tienen las mismas tres regiones corporales y comparten otras características con los enteropneustos.



Un gusano bellota, Glossobalanus sarniensis enterrándose en una grava de conchas.

El cuerpo del gusano bellota, Glossobalanus sarniensis sarniensis consiste en tres regiones: una probóscide, un collar corto y un tronco largo, sólo una porción del cual es visible aquí. Nótense las hendiduras branquiales en la porción anterior del tronco. Estas hendiduras se hallan también presentes en los cordados.

Phylum Chordata (cordados): los cefalocordados y los urocordados

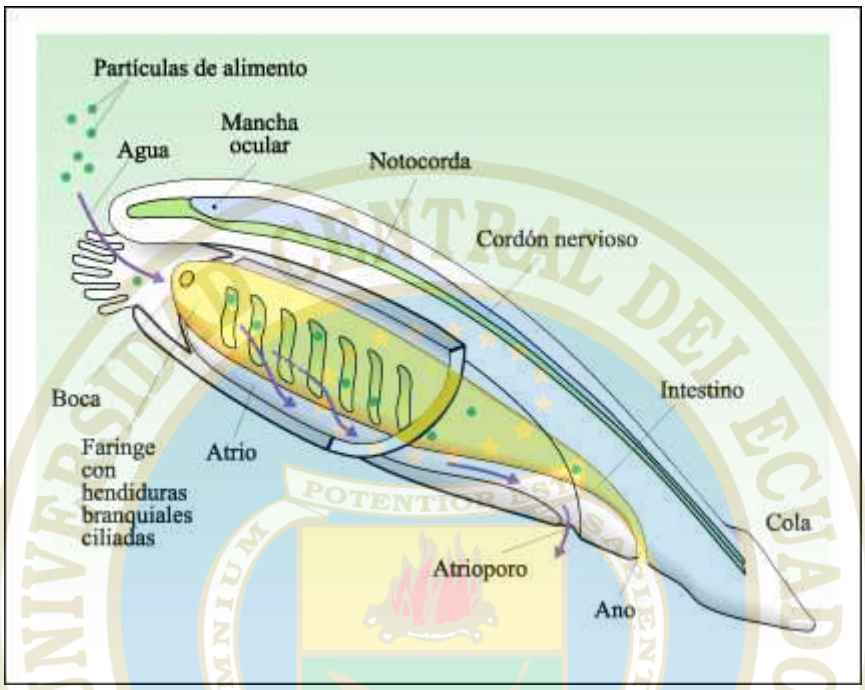
El phylum Chordata incluye aproximadamente 43.000 especies agrupadas en tres subgrupos: los Cephalochordata -también llamados lancetas o anfioxos-, los Urochordata -o tunicados- los más comunes de los cuales son las papas de mar, y los Vertebrata -o vertebrados-. Así, podemos ver que el vocablo "invertebrado" se refiere a todos los animales, con excepción de los miembros de un subgrupo de cordados.

Cephalochordata incluye sólo alrededor de 28 especies. El cefalocordado mejor conocido es Branchiostoma, el anfioxo.

Otro grupo de cordados es el de los Urochordata. Aunque los urocordados adultos no tienen todos los rasgos típicos de los cordados, las larvas -que se asemejan a Branchiostoma y tienen vida libre durante un tiempo muy corto- sí poseen esas características. Por esta razón, se ha propuesto que el ancestro común de cefalocordados y vertebrados pudo haberse originado a partir de larvas de urocordados que alcanzaron la madurez sexual reteniendo los rasgos larvales. Este mecanismo se denomina paedomorfosis. Se conocen aproximadamente 1.300 especies de urocordados, que se encuentran en el plancton y en el fondo de los océanos de todo el mundo, tanto en aguas de escasa profundidad como profundas.

Se conocen comúnmente como tunicados, porque el cuerpo está cubierto por una túnica protectora y firme que contiene una sustancia similar a la celulosa.

El anfioxo muestra las características distintivas de los cordados 1) una notocorda, varilla dorsal que se extiende a lo largo del cuerpo; 2) un cordón nervioso dorsal tubular y 3) una cola. Además tienen hendiduras branquiales que también presentan los hemicordados. Branchiostoma retiene estas características durante toda su vida; sin embargo, muchos cordados tienen una notocorda, hendiduras o bolsas branquiales faríngeas y una cola sólo durante sus etapas inmaduras.



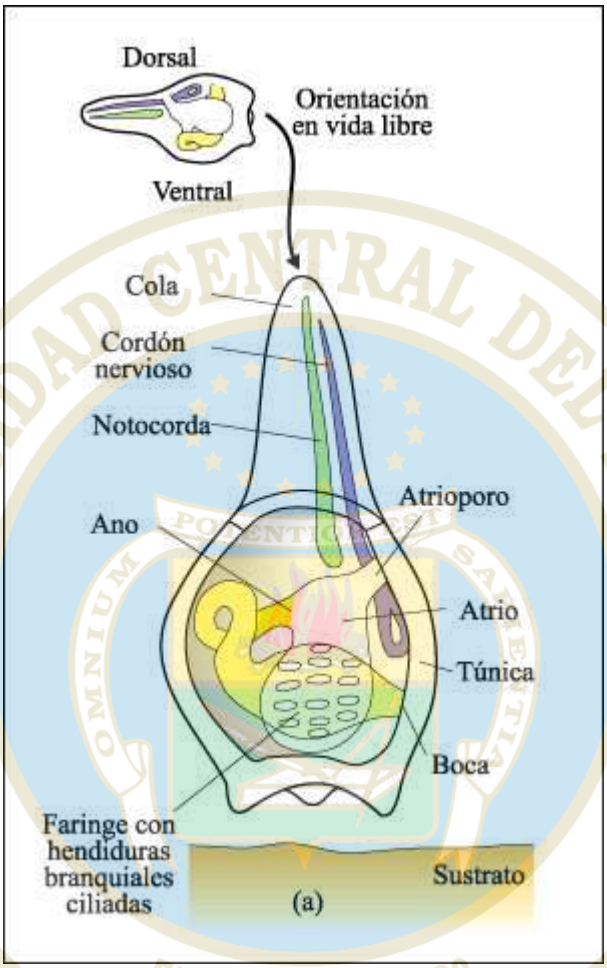
El anfioxo Branchiostoma



Peces lanceta con su parte anterior emergiendo del sustrato.

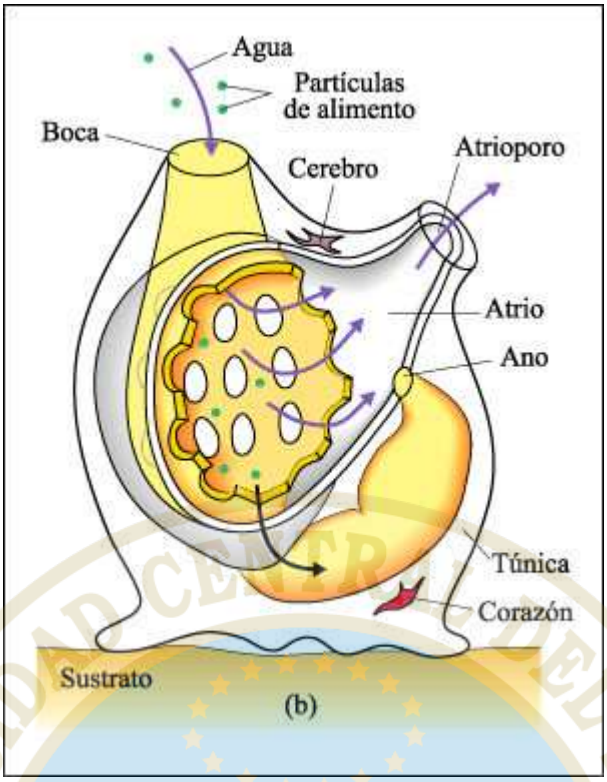
Gran parte del tejido corporal está formado por bloques de músculos segmentarios. La hilera de estructuras cuadradas, amarillentas a lo largo del costado del cuerpo son los órganos reproductores. En los peces lanceta los sexos están separados, y los espermatozoides o los óvulos se vierten en el atrio. Los gametos salen a través del atrioporo, y la fecundación ocurre externamente.

Los tunicados tienen dos etapas en su ciclo de vida: la larva y el adulto.



a) Larva de un tunicado.

En la larva, la túnica cubre la boca y el atrioporo, lo que evita el flujo de agua a través de la faringe y de sus hendiduras branquiales ciliadas. Así, inclusive en las especies en las cuales la faringe larval está bien desarrollada, como se muestra aquí, la larva es incapaz de alimentarse.



b) Forma adulta de un tunicado.

Después de una breve existencia libre, se asienta en el fondo y se fija por el extremo anterior. La metamorfosis comienza entonces. Desaparece la cola de la larva con la notocorda y el cordón nervioso dorsal, y el cuerpo entero del animal presenta un giro de 180 grados. La boca es llevada hacia atrás y se abre en el extremo opuesto al de fijación, y todos los otros órganos internos también rotan hacia atrás. Se ha supuesto que los vertebrados ancestrales surgieron de larvas tunicadas que se hicieron sexualmente maduras y, así, fueron capaces de reproducirse, sin sufrir metamorfosis.



Tunicados adultos vivos: papas de mar o ascidias

Phylum Chordata (cordados): los vertebrados

Los vertebrados constituyen el subgrupo más grande y más conocido de cordados. Ciertas características que presentan en la región cefálica, como la concentración de órganos sensoriales y el cerebro, distinguen claramente a los vertebrados, aun a los más primitivos, de los cordados no vertebrados.Se ha sugerido que el pasaje de un modo pasivo de alimentación -por filtración ciliar- a otro activo fue acompañado de cambios en la actividad muscular y cefalización que diferencian a los ancestros de los vertebrados de los vertebrados actuales.

La mayoría de los vertebrados tiene una columna vertebral -o espina dorsal- como eje estructural; sin embargo las formas más primitivas carecen de vértebras. La columna vertebral es un soporte flexible, habitualmente óseo, que se desarrolla alrededor de la notocorda, suplantándola por completo en la mayoría de las especies. Las proyecciones dorsales de las vértebras rodean al cordón nervioso a lo largo de la columna. El cerebro está, de modo semejante, encerrado y protegido por un cráneo. Entre las vértebras hay discos cartilaginosos que dan flexibilidad a la columna vertebral. En asociación con las vértebras, hay músculos segmentados por medio de los cuales sectores de la columna pueden moverse por separado. Este patrón segmentado persiste en las formas embrionarias de los vertebrados superiores, pero se pierde por completo en el curso del desarrollo.

Una de las grandes ventajas de un endoesqueleto óseo es que está formado por tejido vivo que puede crecer con el animal. En el embrión vertebrado en desarrollo, el esqueleto es principalmente cartilaginoso; en la mayoría de los vertebrados, los huesos reemplazan gradualmente al cartílago en el curso de la maduración. Las

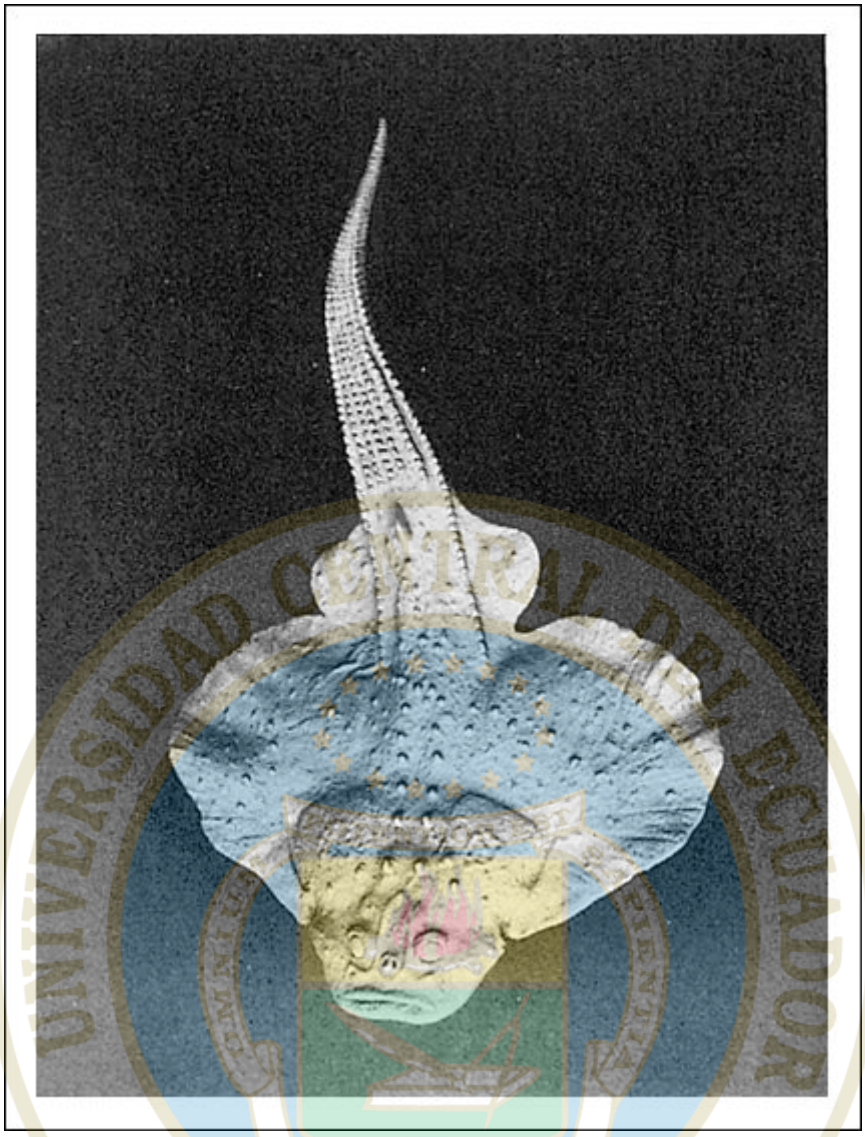
porciones en crecimiento de los huesos siguen siendo, característicamente, cartilaginosas, hasta que el animal alcanza su tamaño definitivo.

Hay siete grupos vivientes de vertebrados: los peces agnatos, óseos y cartilaginosos, los anfibios, los reptiles, las aves y los mamíferos. Su evolución está claramente documentada en el registro fósil.

Los primeros vertebrados carecían de mandíbulas y la notocorda no era reemplazada por la columna vertebral. Actualmente, sólo los mixines y las lampreas representan este estadio de la evolución de los vertebrados. Sin embargo, los peces sin mandíbula fueron muy diversos, como lo muestra su registro fósil.

Uno de los principales acontecimientos en la evolución de los vertebrados fue la aparición de las mandíbulas. Estas estructuras se originaron como producto de modificaciones del patrón de desarrollo de la región cefálica anterior y constituyeron una verdadera novedad evolutiva. El desarrollo de mandíbulas, frecuentemente dotadas de dientes, amplió la variedad de organismos que les servían de alimento. Junto con una alimentación más eficiente obtenida de fuentes de energía más grandes y más concentradas, en los gnatostomados (vertebrados con mandíbulas) se abrió la posibilidad de incrementos significativos de tamaño.

Los tiburones y las rayas se incluyen entre los condrictios, la segunda clase importante de peces. Presentan un esqueleto cartilaginoso, aunque es posible que sus antecesores, como los de los agnatos vivientes, fueran animales capaces de formar hueso. La piel de los condrictios está cubierta por escamas denticuliformes pequeñas y puntiagudas (escamas placoides) que no se superponen y se asemejan estructuralmente a los dientes de los vertebrados. Estas escamas le dan a la piel la textura y la calidad abrasiva de un papel de lija grueso. Algunos placodermos -un grupo de peces con mandíbulas del período Devónico, ya extinguidos- presentaban un aspecto similar a las rayas.



Un placodermo.

Los placodermos fuertemente acorazados constituyeron un grupo de peces mandibulados muy exitosos en el Devónico. No se ha alcanzado un consenso con respecto a sus relaciones con otros grupos de peces.

Otro grupo importante de peces es el de los osteictios, cuyo esqueleto interno en la gran mayoría es óseo y no cartílaginoso, como ocurre en los condrictios. El grupo de los osteictios comprende dos subgrupos: los que presentan aletas con rayos -o actinopterigios-, que incluyen prácticamente a todos los peces de agua dulce y salada más comunes, y los que presentan aletas carnosas -o sarcopterigios-, representados en la actualidad por los peces pulmonados, o dipneustos, de agua dulce.

Mientras que la historia evolutiva de los condrictios transcurrió principalmente en medio marino, los osteictios fueron conspicuos habitantes de las aguas continentales al comienzo de su historia.

Muchas formas primitivas de osteictios parecen haber tenido pulmones -o estructuras análogas a pulmones- además de branquias. Estos pulmones -que en

forma simplificada son sacos conectados al tubo digestivo- servían como estructuras accesorias de las branquias y es posible que constituyeran una adaptación especial que les permitía vivir en aguas poco oxigenadas, principalmente en agua dulce estancada, pobre en oxígeno,debido a la descomposición de materia orgánica o al el florecimiento de algas. En algunos de esos linajes de osteictios, el pulmón pudo haberse transformado en una vejiga aérea o natatoria. La mayoría de los osteictios vivientes tienen vejigas natatorias llenas de gas que sirven como cámaras de flotación u órganos de producción de sonido; algunos de ellos aún conservan una conexión entre la vejiga y el tracto digestivo. Cuando asciende o desciende en el agua, el pez puede vencer la gravedad introduciendo gases o expulsándolos de su vejiga por medio del torrente sanguíneo.

Otro linaje de osteictios está representado actualmente por los peces pulmonados. Estos peces pueden vivir en agua que no tiene suficiente oxígeno y utilizar sus pulmones para captar el oxígeno del aire.



Un pez pulmonado moderno, Protopterus annectens.

Cuando llegan las estaciones secas, los miembros de Protopterus annectensse introducen en el fango, que termina endureciéndose alrededor de ellos. Las glándulas de moco debajo de la piel secretan una película impermeable alrededor del cuerpo, que evita la evaporación. Solamente la boca queda expuesta. Durante este período, el pez toma una bocanada de aire sólo aproximadamente una vez cada dos horas.

Un linaje de sarcopterigios predadores devónicos se adaptó a vivir en aguas poco profundas explotando los recursos de las áreas marginales de lagos o estuarios. Estos peces, de cráneos relativamente grandes y gruesas escamas, presentaban características que eran funcionales en el agua y la tierra, aunque no de la misma manera. Esto facilitó la transición de los hábitat acuáticos a los terrestres de los vertebrados. Presumiblemente, estos peces podían respirar oxígeno atmosférico nadando hacia la superficie y tragando aire o -en aguas poco profundas- encaramándose con sus aletas pectorales para elevar sus cabezas hacia la superficie. Los miembros reforzados pudieron haber sostenido el peso del animal en aguas que no eran suficientemente profundas para flotar en ellas.

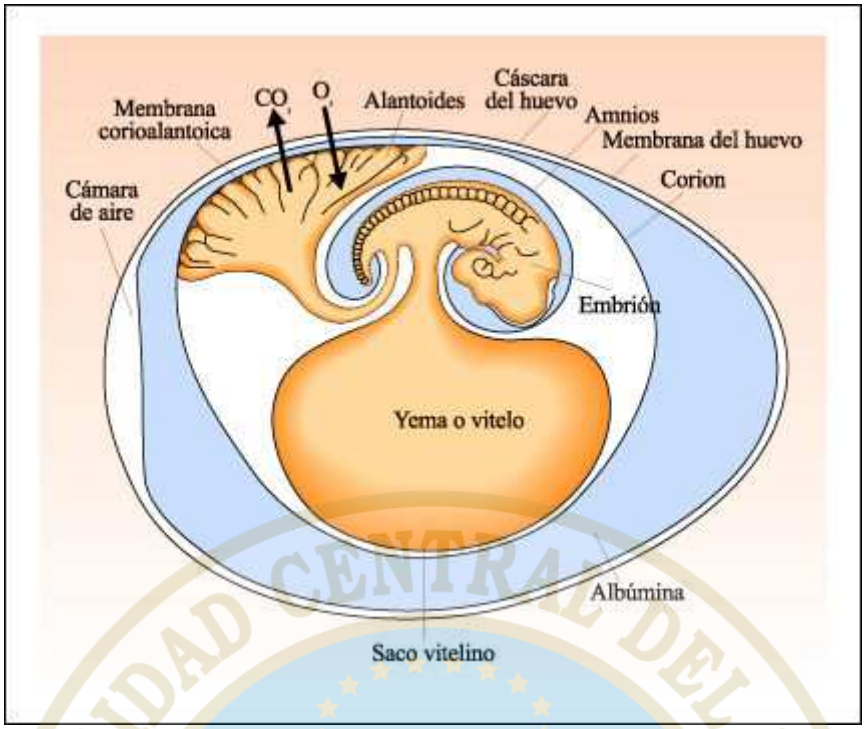
Los anfibios tuvieron su origen de un grupo de peces óseos sarcopterigios. Los anfibios vivientes incluyen los anuros -ranas y sapos que carecen de cola después de la metamorfosis-, las salamandras -que tienen cola durante todo su ciclo vital- y

los ápodos -que carecen de miembros y de vida subterránea-. Su piel fina, habitualmente sin escamas y que sirve como un órgano respiratorio accesorio, los diferencia de los reptiles. Los anuros tienen pulmones hacia cuyo interior fuerzan aire pero algunas salamandras respiran enteramente a través de la piel y de las membranas mucosas de su garganta. Los anfibios son muy vulnerables a la desecación, dado que el agua se evapora rápidamente a través de su piel.

Los anfibios presentan una gran diversidad de modos reproductivos, mayor que la observada en otros grupos de vertebrados, especialmente en los amniotas. En cada uno de los tres grupos vivientes de anfibios hay tendencias hacia la terrestrialidad. La mayoría de los anuros tienen dos fases en su ciclo vital: una en el agua y otra en la tierra (de allí su nombre, de amphi y bios que significa "doble vida"). Prácticamente todos los anuros tienen fertilización externa. Los óvulos se depositan en el agua, o cerca del agua, y allí se fecundan. Nacen como larvas acuáticas con branquias (renacuajos) que, luego de profundos cambios dan lugar a adultos con respiración pulmonar. Los adultos pueden vivir fuera del agua, aunque hay muchas variaciones sobre este tema. Los ápodos y la mayoría de las salamandras tienen fecundación interna. Entre estas últimas, los machos depositan paquetes de espermatozoides, ya sea en el agua o en el suelo húmedo, que son recogidos por las hembras. Muchos anfibios vivientes omiten completamente la etapa larval de vida libre. Los huevos, que pueden depositarse en tierra, en un tronco hueco o en una hoja acopada, o inclusive pueden ser transportados por el padre, nacen como una versión en miniatura del adulto.

La aparición del huevo amniota en un grupo de tetrápodos posibilitó la conquista más completa de los hábitat terrestres. Este grupo de tetrápodos -denominados amniotas- está representado actualmente por los reptiles, aves y mamíferos; su origen se remonta al Carbonífero.

El huevo amniota -o cleidoico- se caracteriza por tener una cáscara flexible o rígida que provee protección mecánica, pero que al mismo tiempo permite el paso de gases respiratorios y vapor de agua a través de ella. La albúmina (clara del huevo) constituye un reservorio de agua y proteínas, así como la yema. Pero, lo que realmente distingue este tipo de huevos, es la presencia de tres membranas extraembrionarias: amnios y corion (que rodean al embrión) y alantoides, que funciona como reservorio de los desechos nitrogenados producidos por el metabolismo del embrión y que, en consecuencia, no necesitan ser reprocesados.



El huevo amniota.

Las membranas del huevo amniota, producidas como excrecencias del embrión a medida que se desarrolla, rodean y protegen al embrión y a la yema (su fuente de alimento). La cáscara y la membrana del huevo, que son impermeables al agua, pero permeables a los gases, se agregan al embrión cuando éste desciende por el tracto reproductivo materno.

Los reptiles tienen una piel fuertemente queratinizada, habitualmente cubierta por escamas protectoras, y con pocas glándulas. Esto posibilita su existencia terrestre y su actividad diurna. Los reptiles vivientes incluyen lagartos, serpientes, tortugas y cocodrilos.

Durante toda la prolongada era Mesozoica -unos 150 millones de años- los dinosaurios dominaron la vida terrestre. Luego, hace aproximadamente 65 millones de años, desaparecieron, dejando sólo una única línea de descendientes, las aves. La causa de su extinción ha sido tema de especulación desde que los primeros fósiles de dinosaurios se descubrieron en el siglo XIX, pero sólo recientemente han aparecido nuevos datos que permitieron formular hipótesis comprobables.

Las aves son, esencialmente, reptiles especializados en el vuelo. Sus cuerpos contienen sacos aéreos y sus huesos son huecos.

El hueso más masivo del esqueleto de las aves es la quilla o esternón, en la que se insertan los músculos que mueven las alas. Las aves voladoras presentan una gran reducción en el peso; el sistema reproductor de las hembras se ha reducido a un solo ovario, y aun éste se hace bastante grande como para ser funcional sólo en la época de apareamiento.

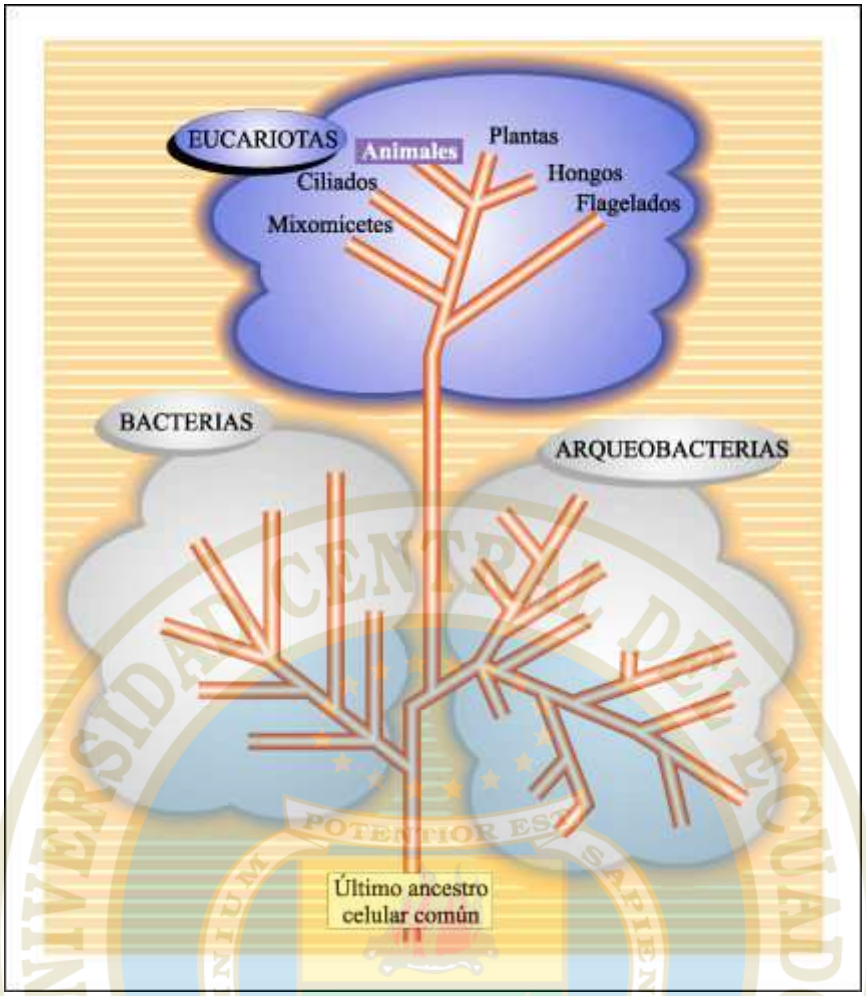
Las aves tienen plumas, que son su característica morfológica más notable. Son endotérmicas; mantienen una temperatura corporal alta y constante gracias a la alta tasa metabólica y a la excelente aislación provista por las plumas. Esos dos

factores son ventajosos en conjunción pero las plumas, como veremos, podrían haber resultado inicialmente de la selección para una función distinta de la termorregulación. Sólo los animales endotérmicos requieren de aislación; la aislación sería una desventaja para los animales que calientan sus cuerpos exponiéndolos al ambiente. Las aves también tienen escamas en sus patas, un relicto de su ascendencia. Muchas aves nacen en un estadio muy inmaduro y virtualmente todas requieren un largo período de cuidados maternos.

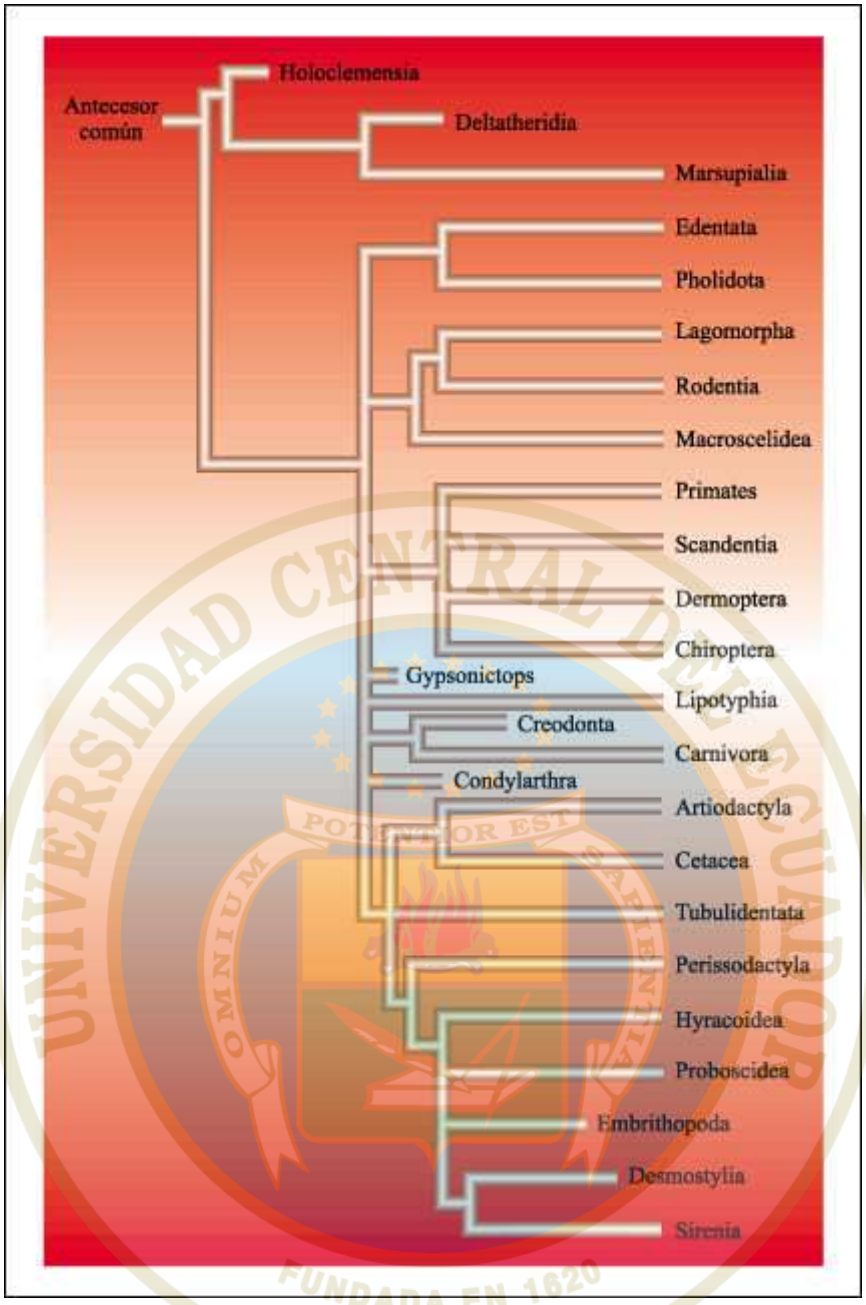
Los primeros mamíferos, que aparecieron en la etapa más temprana del Mesozoico, eran pequeños y probablemente nocturnos; esto les permitió evitar a los dinosaurios carnívoros que estaban activos durante las horas de luz. Durante casi todo el Mesozoico, los dinosaurios fueron los vertebrados terrestres más conspicuos, y su desaparición dejó un vacío que permitió la radiación mamaliana. Sin embargo, a pesar de la rápida diversificación de los mamíferos y el notable incremento de tamaño en muchos linajes a comienzos del Terciario, éstos no alcanzaron inmediatamente la amplitud ecológica ni la talla de los dinosaurios.

Los mamíferos presentan una serie de caracteres anatómico-fisiológicos que los distinguen de otros vertebrados. Entre ellos, pueden mencionarse los siguientes: l) tienen pelo, 2) mantienen una alta temperatura corporal generando calor metabólicamente, 3) presentan articulación mandibular entre el hueso dentario de la mandíbula inferior y el hueso escamoso de la superior, 4) presentan heterodoncia -dientes altamente diferenciados en distintas partes de la boca- con precisión oclusal (los dientes de arriba y de abajo tienen encastre preciso) y sólo dos generaciones dentarias, 5) suministran leche a su progenie por glándulas especializadas (glándulas mamarias).

Casi todas las especies de mamíferos son vivíparas. Sin embargo, algunos mamíferos como los monotremas, que incluye al ornitorrinco, depositan huevos con cáscara, pero nutren a su progenie después del nacimiento. En cambio, los marsupiales, que incluyen a las comadrejas y a los canguros, entre otros, son vivíparos. Sin embargo, difieren de los placentarios en que, aunque frecuentemente se forma una placenta con el saco vitelino, la gestación es muy breve y las crías nacen en una condición extremadamente inmadura; a menudo, las mantienen en una bolsa especial donde se amamantan y continúan su desarrollo. La mayoría de los mamíferos comunes son placentarios, llamados así porque presentan una conexión materno-embrionaria denominada placenta. La placenta es una estructura vascular derivada de las membranas extraembrionarias del huevo amniota y el útero materno, que permite la alimentación del embrión a través de la sangre materna. Como resultado, la progenie se desarrolla hasta una etapa mucho más avanzada antes del nacimiento. Así, las crías tienen protección y alimento durante su período más vulnerable.



Esquema global de las relaciones evolutivas de los seres vivos.



En esta figura se muestran las relaciones tentativas de diversos grupos de mamíferos.

Los primates, el grupo al cual pertenecemos, son mamíferos placentarios que retienen las cuatro clases de dientes (caninos, incisivos, premolares y molares), los primeros dígitos oponibles (pulgares y, a veces, el dedo grande de los pies), garras transformadas en uñas planas, dos glándulas mamarias en el pecho (y no en el abdomen), ojos dirigidos frontalmente, y un cerebro relativamente grande con una corteza cerebral con circunvoluciones. Muchas de estos caracteres básicos de los primates permiten la subsistencia en hábitat arbóreos especializados: localización visual y captura manual de insectos arborícolas como presas.

Nos distinguimos de otros primates por nuestra postura erecta, piernas largas y brazos cortos, frente alta y una mandíbula pequeña y escaso pelo corporal.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO

Sección 6. La vida de las plantas

En esta sección enfocaremos el grupo de plantas que evolucionaron más recientemente, las angiospermas, pertenecientes a la división Anthophyta.Las angiospermas se caracterizan por tener estructuras reproductoras especializadas, las flores, en las cuales ocurre la reproducción sexual y se forman las semillas, y a partir de las cuales se desarrollan los frutos. En el capítulo 35 haremos una introducción a las plantas con flor.

Las plantas son organismos multicelulares capaces de realizar fotosíntesis y adaptados a vivir en tierra firme. Las células producidas en los tejidos meristemáticos se diferencian y se alargan formando los tejidos y órganos especializados del cuerpo. El cuerpo de la planta consiste en raíces -órganos que fijan la planta al suelo, del cual absorben agua y nutrientes esenciales-, hojas -áreas fotosintéticas especializadas cuyas células contienen clorofila- y tallos -estructuras de conducción y de soporte-. Analizaremos y describiremos todas estas estructuras en el capítulo 36.

En el capítulo 37 discutiremos los procesos de transporte de las plantas. Analizaremos, en primer lugar, el movimiento de agua y minerales en el xilema; en segundo lugar, el transporte de azúcares disueltos y otras sustancias orgánicas en el floema y, en tercer lugar, un tema relacionado, los factores que afectan la disponibilidad de nutrientes para la planta.

La capacidad para responder a estímulos, tanto internos como externos, es una de las propiedades esenciales de todos los organismos vivos.

Aunque las plantas literalmente no pueden moverse de un lugar a otro en respuesta a un estímulo, pueden alterar significativamente su relación con el ambiente a través de sus patrones de crecimiento. La velocidad a la cual se diferencian y crecen las células meristemáticas es afectada por factores del ambiente como la temperatura, el agua, la luz solar, la gravedad y el contacto físico con otros objetos, incluyendo a otros organismos. A su vez, las tasas de crecimiento determinan el tamaño de la planta completa, así como el tamaño relativo de sus partes, lo que afecta -por lo tanto- su forma. Además, muchas de las actividades de una planta -especialmente sus ciclos de crecimiento activo, reproducción y dormición - están sincronizadas finamente con el patrón de variaciones estacionales. Las plantas no sólo son capaces de percibir una variedad de factores de su ambiente inmediato y reaccionar frente a ellos, sino que también, y tal vez esto sea lo más importante, son capaces de "anticiparse" a cambios del ambiente y prepararse para ellos. Todos estos temas serán abordadosen el capítulo 38. Examinaremos las respuestas macroscópicas de las plantas a distintos estímulos ambientales y las formas en que sus distintos órganos establecen un "diálogo" que les permiten responder como un todo a los estímulos.



Las plantas, al crecer en altura, compiten por la luz. Esta competencia es particularmente intensa en la selva tropical húmeda, donde la lluvia es muy abundante durante todo el año.

A diferencia de muchos árboles de las regiones septentrionales del planeta, cuyas copas tienen formas cónicas, los árboles tropicales presentan sus hojas concentradas en la parte más elevada y, a vista de pájaro, toman el aspecto de un tapiz verde macizo. Sólo el 1 ó 2 % de la luz que llega a las copas consigue penetrar hasta el suelo. Son muy pocos los pequeños árboles que consiguen crecer hasta alcanzar a las otras copas. Algunas plantas "hacen trampa". Las lianas leñosas se enroscan alrededor de los troncos de los árboles y así alcanzan las partes altas y la luz. Otras, como las epífitas, que viven sobre otras plantas, recolectan y almacenan agua y nutrientes no de sus hospedadores sino del aire.

Capítulo 35. Las plantas con flores: Introducción

En la actualidad, las plantas más abundantes de la Tierra, que evolucionaron más recientemente, son las angiospermas.

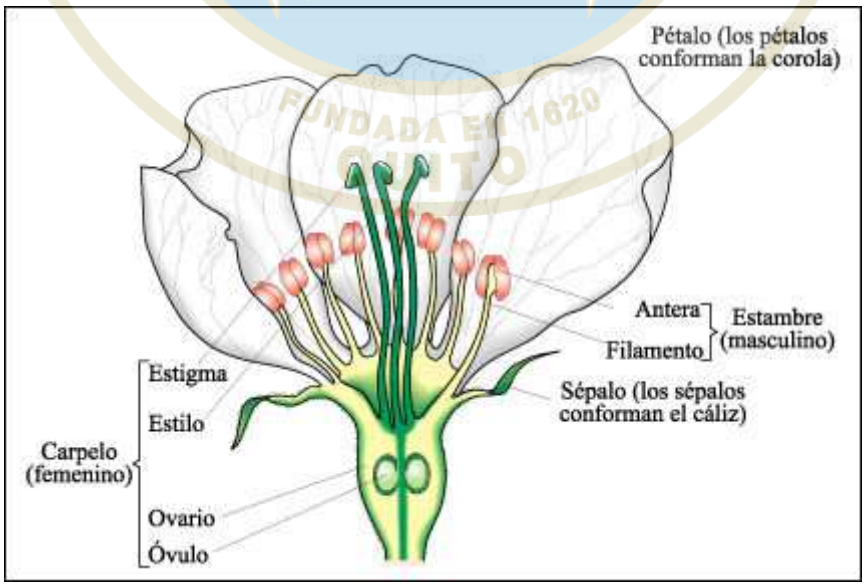
Las angiospermas se caracterizan por estructuras reproductoras especializadas, las flores, en las cuales ocurre la reproducción sexual. Para estas plantas, un nuevo ciclo de vida comienza cuando un grano de polen, portado por el viento o frecuentemente desprendido del cuerpo de un insecto forrajero, entra en contacto con el estigma de una flor de la misma especie.

Después de la fecundación, el cigoto se divide mitóticamente y forma el embrión. A medida que el embrión crece, sus células comienzan un proceso de diferenciación. La semilla de las angiospermas consiste en el embrión, la cubierta de la semilla y el alimento almacenado; el fruto se desarrolla de la pared del ovario. Cuando el ovario madura en fruto y se forman las semillas, los pétalos, estambres y otras partes de la flor generalmente caen.

No siempre las semillas de las plantas encuentran las condiciones más propicias para su desarrollo. En el transcurso de su evolución, se han seleccionado las características que permitieron a las plantas resistir condiciones adversas. La principal de estas adaptaciones es, posiblemente, la capacidad para permanecer latentes.

Reproducción sexual: la flor

La mayoría de las flores consisten en cuatro conjuntos de piezas: sépalos, pétalos, estambres y carpelos. Se piensa que cada pieza floral es, evolutivamente hablando, una hoja modificada. En las monocotiledóneas, cada una de las piezas florales habitualmente está presente en múltiplos de 3; en las dicotiledóneas, por el contrario, las piezas florales típicamente aparecen en múltiplos de 4 ó 5.



Flor de un peral.

Ésta es una flor completa, lo que significa que contiene las cuatro partes florales: sépalos, pétalos, estambres y carpelos. Es también una flor perfecta, lo que significa que contiene tanto a las estructuras masculinas (estambres) como femeninas (carpelos). Cada estambre consiste en una antera con polen y su filamento. Cada carpelo está formado por un estigma, un estilo y un ovario.

Hay diversos tipos de flores. Una flor que contiene estambres y carpelos se conoce como flor perfecta. Sin embargo, en algunas especies, las flores son imperfectas, o sea, son masculinas (estaminadas) o femeninas (carpeladas). En la misma planta, pueden estar presentes flores masculinas y femeninas; se dice que estas plantas son monoicas. Las especies en las cuales las flores masculinas y femeninas se encuentran en plantas separadas se conocen como dioicas.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO



a



b



c



d



e



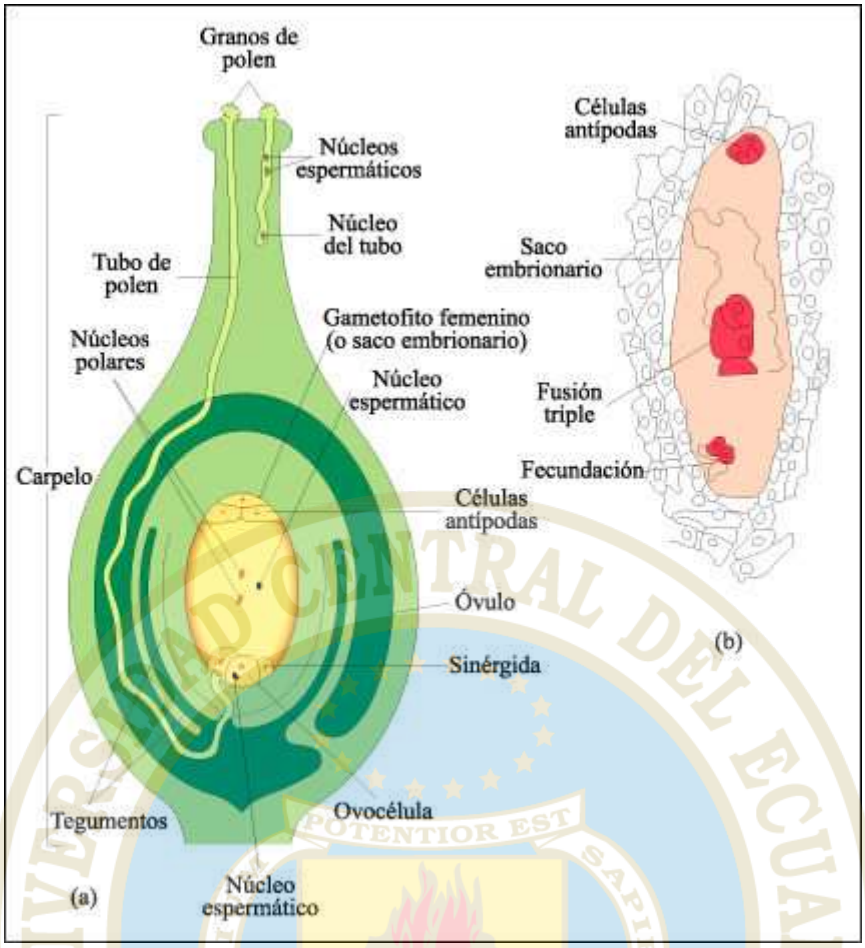


a) Una magnolia, Magnolia virgilniana. Los carpelos forman un receptáculo en forma de cono, del cual surgen los estilos curvos. Los estambres de color crema, algunos de los cuales han caído, rodean a los carpelos. Las magnolias son flores muy primitivas; tienen numerosas piezas florales dispuestas en un patrón espiralado. b) La orquídea sandalia de dama, Paphiopedilum invincible . Las orquídeas son flores altamente especializadas, cuyos estilos y filamentos están fusionados en una sola estructura que lleva el estigma y, a corta distancia, una antera. El "labio" de la flor es un pétalo modificado que puede servir como "plataforma de aterrizaje" para los insectos. Las Orchidaceae es la segunda familia más grande de las plantas con flor. c) El girasol, Helianthus annuus ("flor anual del Sol"). En el girasol y otras compuestas, numerosas flores individuales constituyen lo que se denomina capítulo, que actúa como una sola flor enorme que atrae a los insectos. La porción central del capítulo está formada por varias flores pequeñas (flores del dico o flósculos) separadas. Cada uno de estos flósculos consta de un par de carpelos fusionados -que forman un ovario único- y anteras fusionadas encerradas en una pequeña corola de pétalos también fusionados. Esta porción central está rodeada por flores radiadas (de pétalos amarillos) que frecuentemente son estériles. Las Compuestas (familia Asteraceae), es la familia más numerosa entre las plantas con flor. d) En Hibiscus, una columna de estambres está fusionada alrededor del estilo. e) Estambre y estigma de un crocus púrpura. f) Maíz (Zea mays), una especie monoica. Las flores masculinas y femeninas separadas son llevadas en la misma planta. Las espiguillas, en la parte superior del tallo, son conjuntos de flores masculinas (productoras de polen). Cada hebra de "seda" o "barba" que se ve surgir de la espiga de maiz, en la parte inferior, es el estigma y el estilo combinados de la flor femenina. g) Cicuta acuática, miembro de la familia de la zanahoria, constituye otro ejemplo de inflorescencia en el cual varias flores se encuentran ubicadas laxamente sobre una misma rama floral.

Cuando el grano de polen se libera de la antera, habitualmente contiene tres núcleos haploides: dos núcleos espermáticos o generativos y un núcleo del tubo o vegetativo. Todos están rodeados por la pared externa gruesa del grano de polen. El grano de polen contiene sus propios nutrientes y tiene una cubierta externa muy dura que lo protege.

Una vez en el estigma, el grano de polen germina y, bajo la influencia del núcleo del tubo, crece el tubo polínico a través del estilo hasta penetrar en un óvulo.

Cada óvulo contiene un gametofito femenino. En muchas especies, el gametofito femenino está formado por siete células, con un total de ocho núcleos haploides. Una de las siete células es la ovocélula u oósfera, que contiene un único núcleo haploide. A cada lado de la ovocélula hay una pequeña célula conocida como sinérgida. En el extremo opuesto del gametofito hay tres células pequeñas, las células antípodas, cuya función, si es que la tienen, se desconoce. La célula central grande contiene dos núcleos haploides, llamados núcleos polares.



Fecundación en las angiospermas.

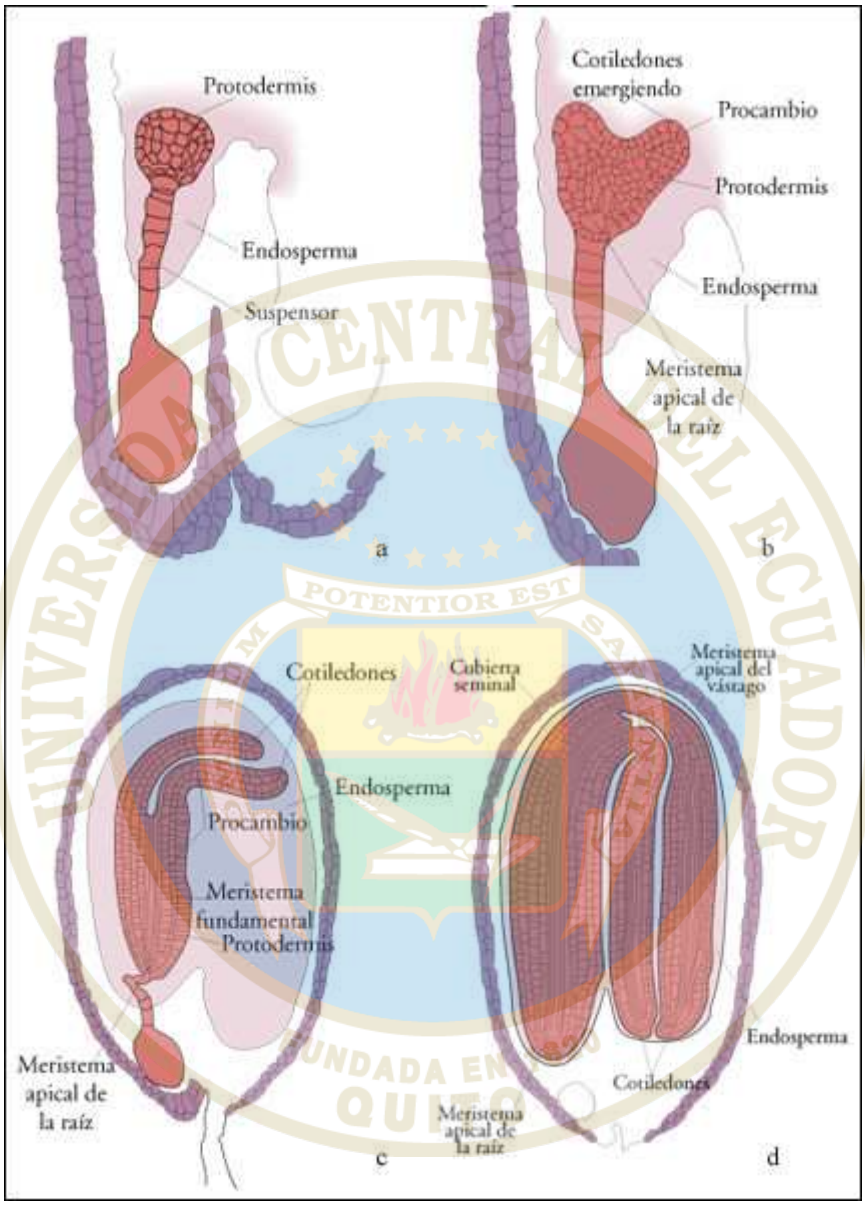
El tubo de polen del gametofito masculino, o grano de polen, crece a través del estilo y entra en un óvulo que contiene el gametofito femenino de siete células (el saco embrionario). Uno de los núcleos espermáticos se une con la ovocélula, formando el cigoto. El otro núcleo espermático se fusiona con los dos núcleos polares contenidos en una sola célula grande (que en el dibujo ocupa la mayor parte del óvulo). Esta fusión triple produce una célula triploide (3n) de la cual se originará el endosperma. El carpelo que se muestra aquí contiene un solo óvulo. El endosperma rodea y nutre al embrión en desarrollo. Estos fenómenos extraordinarios de fecundación y fusión triple, llamados en conjunto doble fecundación ocurren, entre todos los seres vivientes, sólo en las plantas con flor.

El embrión

A medida que el embrión crece, sus células comienzan un proceso de diferenciación. Las dos células que surgen de la primera división del cigoto establecen una polaridad en el embrión. La célula inferior normalmente da una estructura multicelular llamada suspensor y la célula superior se convierte en el embrión verdadero.

En las primeras etapas, el embrión consiste en una masa globular de células sobre el suspensor. Las células del suspensor intervienen activamente en el envío de nutrientes al embrión.

A medida que procede el desarrollo del embrión, los cambios en su estructura interna dan como resultado la formación de tres tejidos embrionarios distintos conocidos como meristemas primarios. Simultáneamente, o un poco después, ocurre la aparición de un cotiledón ("hoja seminal") en las monocotiledóneas o de dos cotiledones en las dicotiledóneas. Gradualmente, el embrión adquiere su forma característica.



Algunas etapas en el desarrollo del embrión del morral del pastor (Capsella bursa-pastoris), una dicotiledónea.

a) El primer tejido embrionario que se diferencia es la protodermis, a partir de la cual se desarrollará la cubierta externa de la planta recién nacida. La célula grande en la parte inferior del embrión es la célula basal del suspensor. b) Los cotiledones ("hojas seminales") comienzan a emerger. El procambio, un segundo tejido embrionario, luego originará los tejidos vasculares de la planta. c) Los cotiledones se han desarrollado más. Una diferenciación adicional ha producido un tercer tejido embrionario, el meristema fundamental, del cual derivará la masa de tejido de las hojas, tallos y raíces jóvenes. Los tres tejidos embrionarios, conocidos como meristemas primarios, tienen continuidad entre los cotiledones y el eje del embrión.

d) El embrión maduro dentro de su cubierta seminal protectora. Los meristemas apicales de la raíz y del vástago están claramente diferenciados.

En las primeras etapas del crecimiento embrionario ocurren divisiones celulares en todo el cuerpo de la planta joven. A medida que el embrión se desarrolla, la adición de nuevas células se restringe gradualmente a ciertas partes del cuerpo de la planta: los meristemas apicales, localizados cerca del ápice de la raíz y del vástago. Durante el resto de la vida de la planta, el crecimiento primario -que implica principalmente el alargamiento del cuerpo de la planta- se origina en los meristemas apicales de las raíces y vástagos.

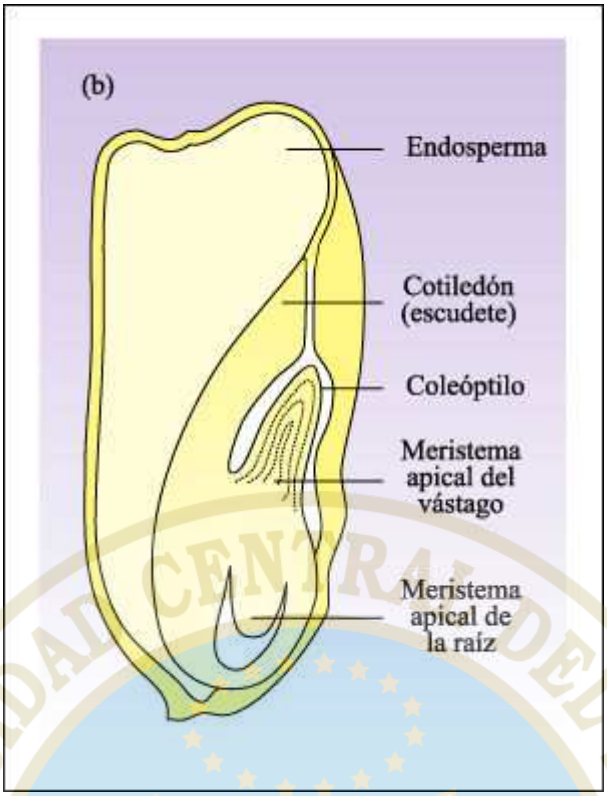
La semilla y el fruto

En las angiospermas, la semilla consiste en el embrión -que se desarrolla a partir de la ovocélula fecundada-, la reserva de alimento -que consiste en el endosperma o deriva de éste- y la cubierta de la semilla -que se desarrolla de la capa o capas más externas del óvulo -. Al mismo tiempo, el fruto se desarrolla de la pared del ovario (la base del carpelo). Cuando el ovario madura en fruto y se forman las semillas, los pétalos, estambres y otras partes de la flor generalmente caen.



Semillas. a) Dicotiledónea.

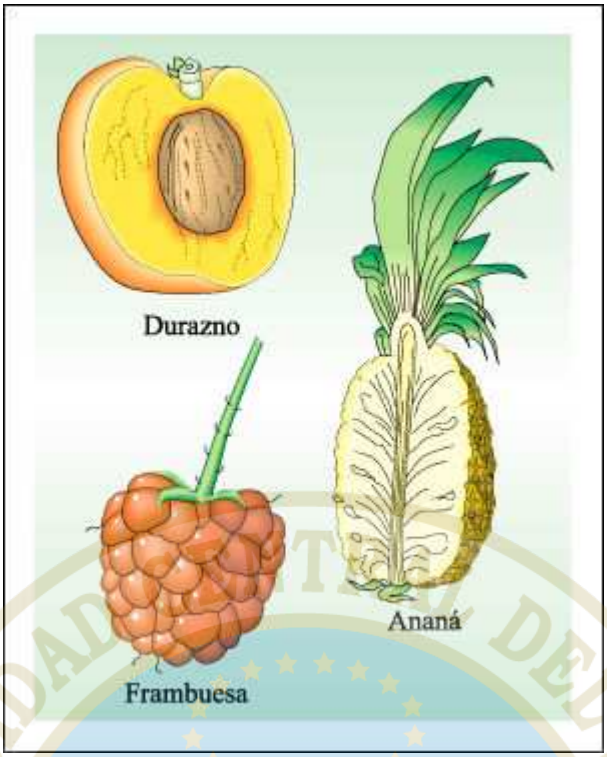
En las dicotiledóneas como el guisante común, el endosperma es digerido a medida que el embrión crece y la reserva de alimento se transfiere a los cotiledones carnosos.



b) Semilla de maíz.

En el maíz y otras monocotiledóneas, el cotiledón único, conocido en el maíz como escudete, absorbe las reservas alimenticias del endosperma. El coleóptilo es una vaina que encierra al meristema apical del vástago; es la primera estructura que aparece por encima del suelo después de que la semilla germina.

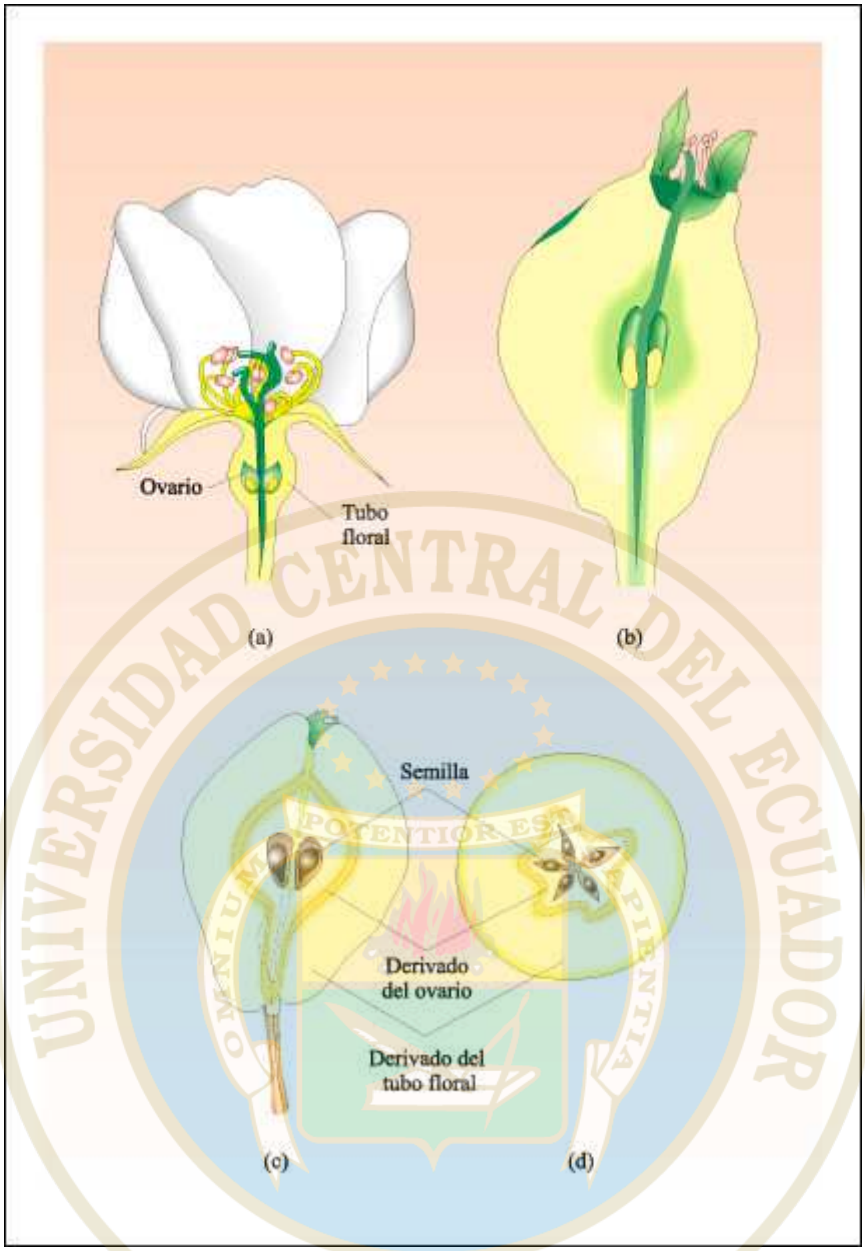
Los frutos adoptan formas diferentes. Muchas de estas formas son adaptaciones a una variedad de mecanismos de dispersión. Los frutos generalmente se clasifican en simples, agregados o múltiples, según la disposición de los carpelos en la flor.



Un fruto simple, un fruto agregado y, a la derecha, un fruto múltiple.

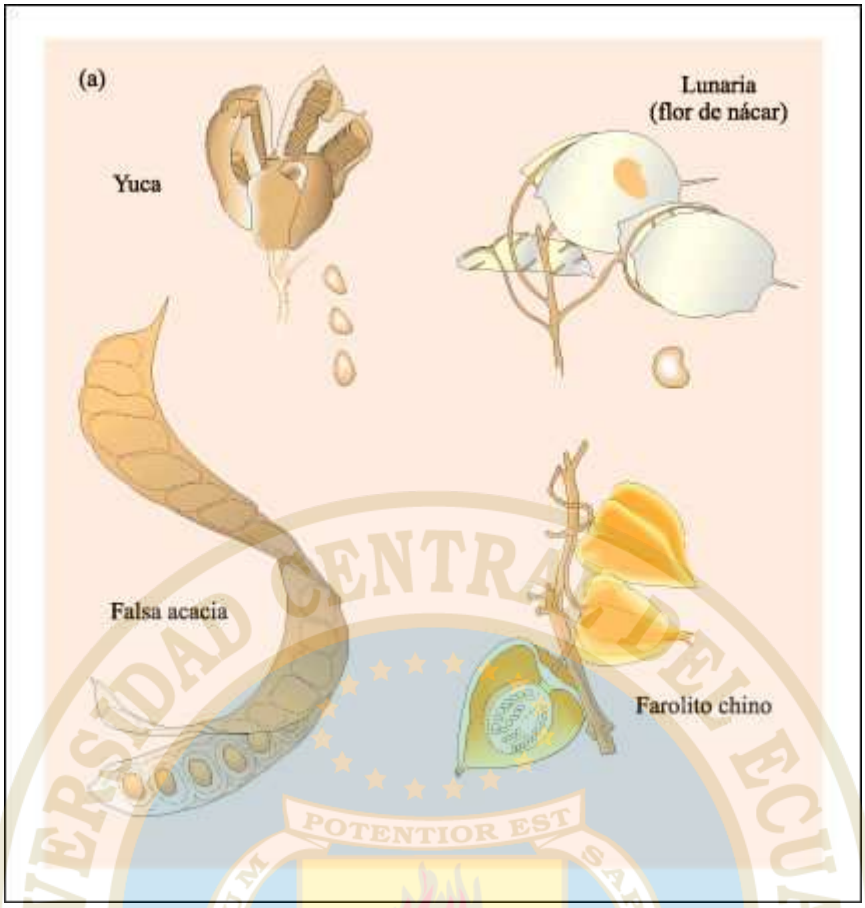
Los frutos simples son los más diversos. Cuando maduran pueden ser blandos y carnosos o secos. Los tres tipos principales de frutos carnosos son la baya, la drupa y el pomo.

Los frutos simples secos se clasifican en dos grandes grupos, dehiscentes e indehiscentes. Los frutos dehiscentes maduros se abren y liberan las semillas cuando están todavía unidos a la planta materna; por oposición, las semillas de los frutos indehiscentes se encuentran dentro del fruto cuando éste se desprende de la planta.

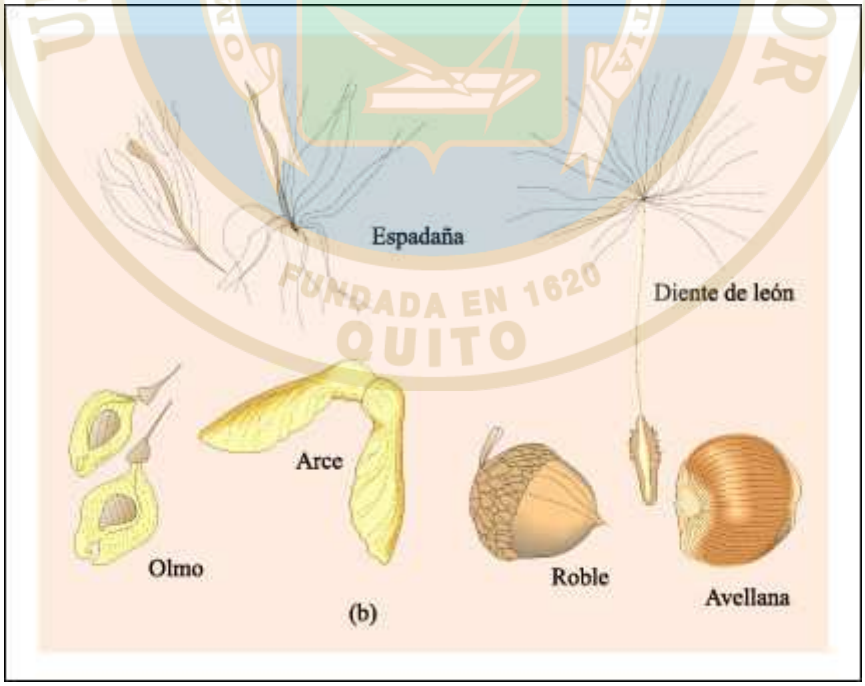


Desarrollo y estructura de la pera, un pomo.

a) Flor del peral. El ovario es la porción basal del carpelo. b) Flor más vieja, después de que han caído Los pétalos. c) Corte longitudinal y d) corte transversal del fruto maduro. El corazón de la pera es la pared del ovario maduro. La parte carnosa comestible se desarrolla a partir del tubo floral.



Ejemplos de frutos. a) Frutos dehiscentes



b) Frutos indehiscentes.

La distancia a la que son dispersadas las semillas de los frutos dehiscentes desde la planta madre frecuentemente depende de la fuerza con que el fruto se abre.

Muchos frutos indehiscentes son llevados a una gran distancia de la planta madre, ya sea por el viento o por animales que los ingieren, antes de que se liberen las semillas.

Adaptaciones a los cambios estacionales

La latencia, estado en el que las plantas pueden soportar condiciones ambientales rigurosas, permite a las angiospermas resistir los períodos de sequía o de frío inadecuados para el crecimiento vegetal. Las angiospermas se clasifican en anuales, bienales y perennes, dependiendo de si el cuerpo de la planta muere al final de una estación de crecimiento (anual), después de dos estaciones (bienal), o si las porciones vegetativas del cuerpo de la planta persisten año tras año (perenne).

Durante el desarrollo, las semillas adquieren resistencia a la desecación y cuando están maduras se encuentran en estado de latencia. Algunas especies tienen semillas que no toleran la deshidratación; se las denomina recalcitrantes. Las semillas latentes se encuentran listas para la germinación, pero necesitan una combinación adecuada de factores externos para poner en marcha la maquinaria metabólica de la semilla.

Las semillas maduras de muchas plantas no germinan inmediatamente después de su dispersión, aunque encuentren condiciones externas favorables, debido a restricciones internas para la germinación. En esos casos, se dice que las semillas se encuentran en estado de dormición. La dormición puede estar impuesta tanto por los tejidos que rodean al embrión, por causas inherentes al mismo tejido o por una combinación de ambos factores.

Una vez que se produce la ruptura de la dormición, las semillas entran en estado de latencia en el cual, si las condiciones externas son las apropiadas, se producirá la germinación. La ruptura de la dormición y su relación con factores ambientales permite que la germinación ocurra cuando las condiciones para el establecimiento exitoso de las plántulas sea más favorable.



Capítulo 36. El cuerpo de la planta y su desarrollo

Las plantas son organismos fotosintéticos multicelulares adaptados a vivir en tierra firme. El cuerpo de la planta tiene áreas fotosintéticas especializadas llamadas hojas, estructuras de conducción y de soporte, los tallos, y órganos que fijan la planta al suelo y absorben agua y nutrientes esenciales de él, las raíces.

Cuando una semilla germina, el crecimiento de la raíz y del vástago procede de los meristemas apicales del embrión. Ciertas células dentro del meristema no pierden la capacidad de dividirse. Otras se alargan y luego se diferencian formando, según

su posición, las distintas células especializadas de la planta. Estas células, en combinaciones varias, forman los tres sistemas de tejidos -dérmico, fundamental y vascular- que son continuos en todo el cuerpo de la planta. Las células parenquimáticas, de paredes delgadas y multilaterales, son las células más comunes de las plantas.

Las áreas fotósinteticas por excelencia de una planta son las hojas. La estructura de una hoja parece resultar de un compromiso entre tres presiones evolutivas opuestas: exponer una superficie fotosintética máxima a la luz, conservar agua y, al mismo tiempo, asegurar el intercambio de gases necesarios para la fotosíntesis.

Las plantas, a diferencia de los animales, continúan creciendo durante todo su ciclo de vida. La raíz embrionaria es la primera estructura que aparece de la semilla al iniciarse la germinación. Las raíces fijan la planta al suelo e incorporan agua y minerales esenciales. El crecimiento de las raíces necesita de una gran inversión de energía por parte de las plantas; esta energía proviene de los enlaces químicos de las moléculas carbonadas que circulan por el vástago.

Los tallos son las estructuras de conducción y de soporte de las plantas. También pueden estar adaptados al almacenamiento de alimento o de agua.

La altura (o longitud) de las partes aéreas de la planta se incrementa por el crecimiento primario del sistema de vástago. El sistema del vástago está formado por el tallo y otras estructuras que se desarrollan a partir de él.

El crecimiento secundario es el proceso por el cual las plantas leñosas incrementan su diámetro.

Las células y los tejidos del cuerpo vegetal

Las células del embrión de una angiosperma se diferencian tempranamente en su desarrollo en tres tejidos distintos: la protodermis, el procambio y el meristema fundamental. Estos tejidos embrionarios, conocidos como meristemas primarios, producen los tres sistemas de tejidos que son continuos en todo el cuerpo de la planta. La protodermis, el primer tejido que se diferencia, es el origen del sis-tema de tejido dérmico, que proporciona una cubierta externa protectora para todo el cuerpo de la planta. El procambio, el tejido que se diferencia luego, origina el sistema de tejido vascular, compuesto por xilema y floema. El xilema transporta agua y minerales disueltos, mientras que el floema transporta azúcares disueltos y otros compuestos or-gánicos desde las células fotosintéticas (autótrofas) de las hojas y de los tallos verdes a las células no fotosintéticas (heterótrofas) de la planta. Los tejidos vasculares están rodeados por el sistema de tejido fundamental, derivado del meristema embrionario fundamental. Las principales diferencias en la estructura de las hojas, tallos y raíces reside en la distribución relativa de los sistemas de tejido vascular y fundamental.

Las células que se encuentran más frecuentemente en el cuerpo de la planta son del tipo conocido como parénquima. Estas células, que aparecen en los tres sistemas de tejidos y predominan en los tejidos fundamentales, son típicamente poliédricas y tienen paredes delgadas y flexibles. Además de un núcleo, mitocondrias y otras organelas, las células parenquimáticas generalmente contienen plástidos que, según la ubicación de la célula, pueden ser cloroplastos, leucoplastos o cromoplastos.

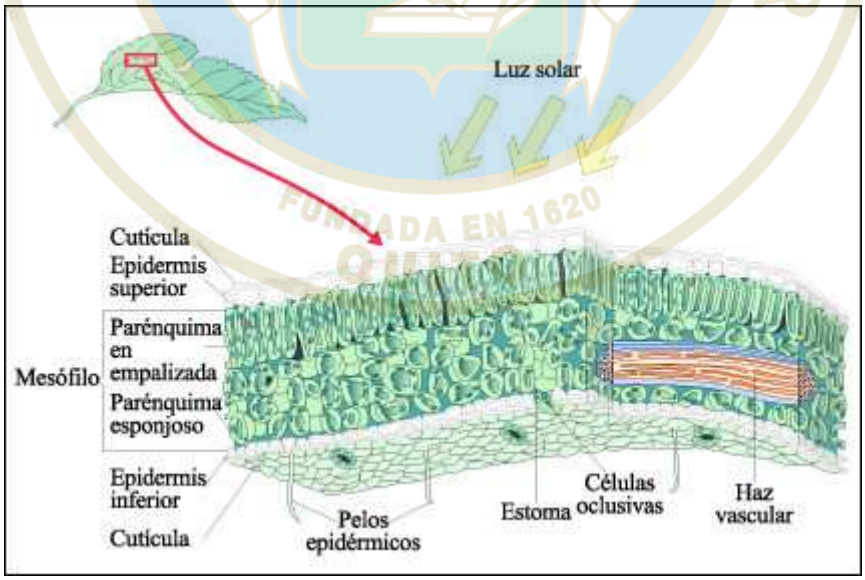
Además de la fotosíntesis, las células parenquimáticas desempeñan una variedad de funciones esenciales en la planta, que incluyen la respiración y el almacenamiento de alimento y agua. Cada uno de los sistemas de tejidos contienen también tipos celulares adicionales, especializados en funciones particulares de cada órgano.

Hojas

Las hojas son las áreas fotosintéticas de la planta. Las células fotosintéticas de las hojas son células parenquimáticas que forman dos tipos de tejidos: parénquima en empalizada, constituido por células alargadas y densamente empaquetadas ubicadas justo por debajo de la superficie superior de la hoja, y parénquima esponjoso, que consiste en células de contorno irregular situadas en el interior de la hoja y con grandes espacios intercelulares. Estos espacios están llenos de gases, que incluyen vapor de agua, oxígeno y dióxido de carbono. La mayor parte de la fotosíntesis ocurre en las células en empalizada, que están especializadas en la captación de la luz.

El parénquima en empalizada y el parénquima esponjoso constituyen el tejido fundamental de la hoja, conocido como mesófilo. El mesófilo está envuelto casi herméticamente por las células epidérmicas, que secretan una sustancia cérea llamada cutina que forma una cubierta, la cutícula, sobre la superficie externa de la epidermis. Las células epidérmicas y la cutícula son transparentes, lo que permite que la luz las atraviese y penetre en las células fotosintéticas.

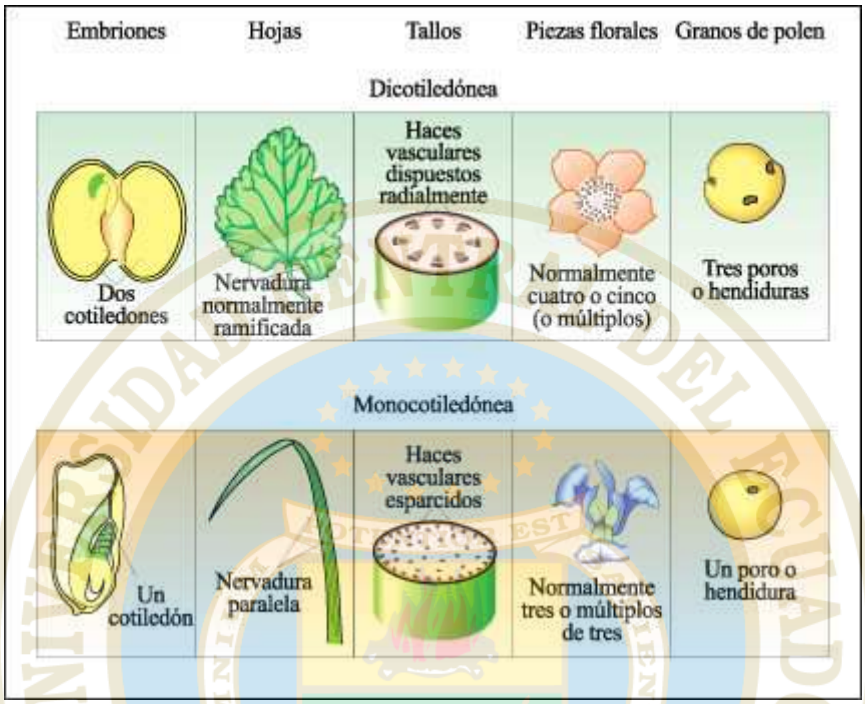
Las sustancias entran y salen de las hojas a través de dos estructuras completamente diferentes: los haces vasculares y los estomas. El agua y los minerales disueltos son transportados a las hojas, y los productos de la fotosíntesis son transportados fuera de ellas, por medio de los haces vasculares. Los haces vasculares atraviesan los pecíolos y se continúan con los tejidos vasculares del tallo y la raíz.



Estructura de una hoja.

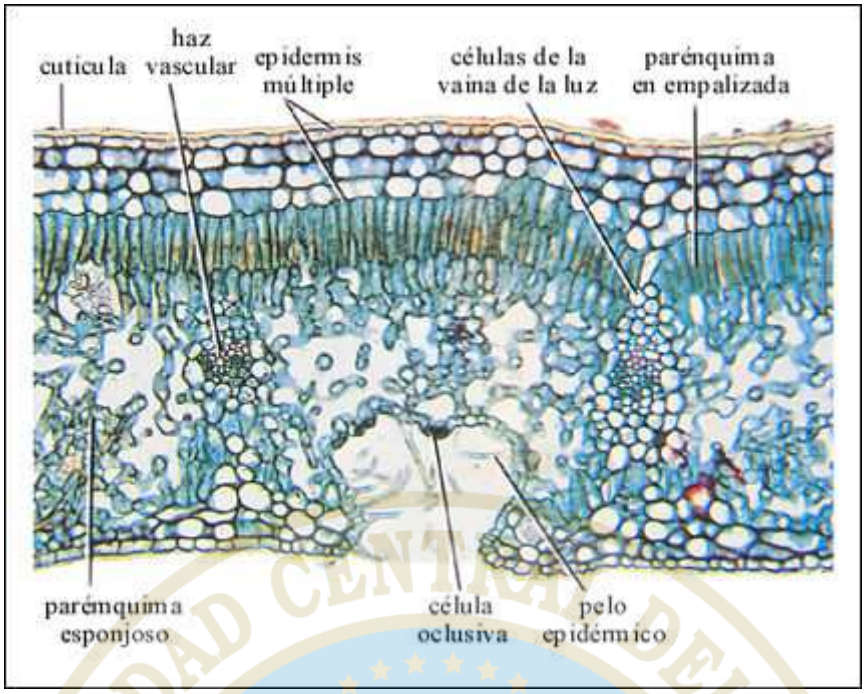
La fotosíntesis ocurre en las células denominadas en empalizada y, en menor grado, en el tejido llamado parénquima esponjoso. Los cloroplastos se indican en

verde oscuro. Nótese que el citoplasma, que contiene a los cloroplastos, está concentrado cerca de la superficie celular y en la parte central de las células se encuentran vacuolas grandes. Los cloroplastos se mueven dentro del citoplasma, orientándose hacia el Sol. Los haces vasculares llevan agua y solutos hacia y desde las células del mesófilo. El interior de la hoja está encerrado por células epidérmicas cubiertas por una capa cérea, la cutícula. Las aberturas en la epidermis son los estomas que permiten el intercambio de gases. Las células oclusivas que rodean a los estomas también tienen cloroplastos



Las dos clases de angiospermas son las dicotiledóneas y las monocotiledóneas.

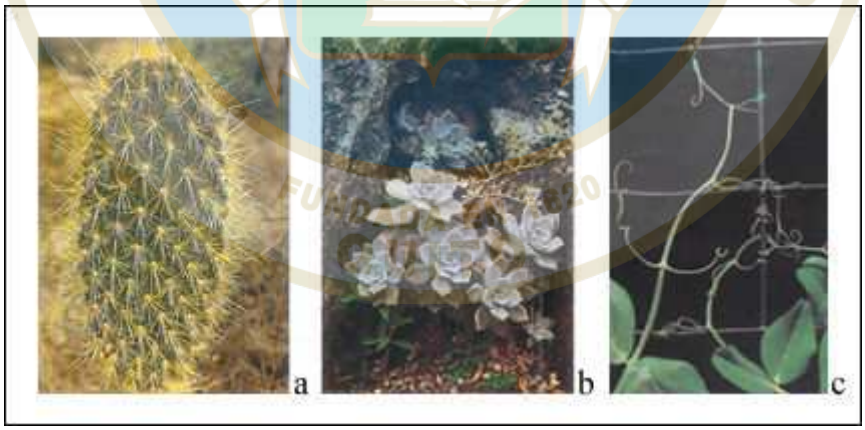
Los nombres dicotiledóneas y monocotiledóneas se refieren al hecho de que el embrión de una dicotiledónea tiene dos cotiledones (hojas seminales) y el embrión de una monocotiledónea tiene uno. Otras diferencias características se hacen visibles en el cuerpo de la planta. Los haces vasculares principales de las hojas de las dicotiledóneas habitualmente se disponen en red; los haces vasculares de las hojas de las monocotiledóneas habitualmente son paralelos. En los tallos de las dicotiledóneas, los haces de te-jido vascular se disponen alrededor de un núcleo central de tejido fundamental; en los tallos de las monocotiledóneas, los haces vasculares están dispersos en el tejido fundamental. Existen también diferencias características en el número de piezas florales y en el número de hendiduras de los granos de polen entre ambas clases de angiospermas.Los gases -oxígeno y dióxido de carbono- entran y salen de las hojas por difusión a través de estomas.



Corte transversal de la hoja de una adelfa o laurel rosa, una angiosperma adaptada a climas secos.

En la parte superior, una cutícula muy gruesa cubre la epidermis múltiple, así llamada porque consta de cuatro capas de células. El estoma se encuentra dentro de una cripta estomática, tapizada con pelos epidérmicos.

Las hojas presentan una variedad de formas y tamaños, que van desde frondes grandes a escamas diminutas. Estas diferencias en la morfología y tamaño guardan una estrecha relación con los ambientes en los cuales vive la planta.

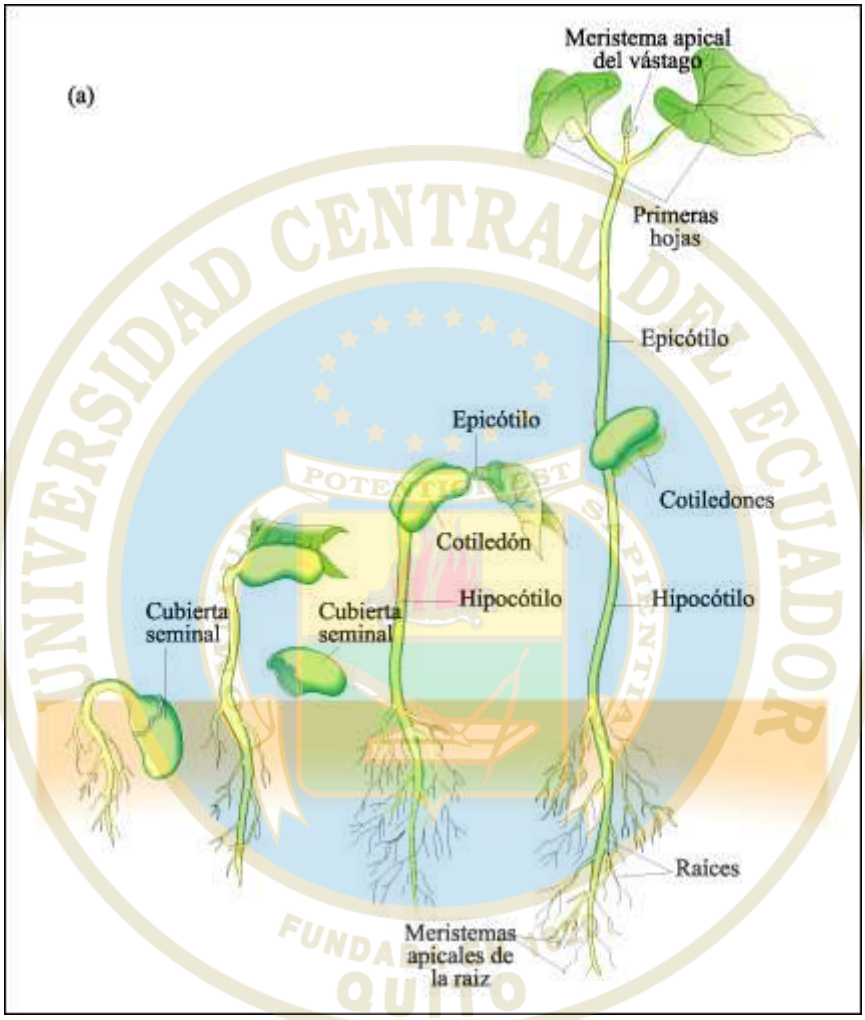


Hojas modificadas.

a) Espinas de un nopal, o chumbera, cacto gigante fotografiado en las Islas Galápagos. b) Hojas suculentas adaptadas al almacenamiento de agua (Sedum). c) Zarcillo de una planta de guisante. En la planta de guisante, que tiene hojas compuestas, sólo los folíolos individuales se modifican como zarcillos; otros folíolos de hojas compuestas son aplanados, lo que proporciona una superficie amplia para la fotosíntesis.

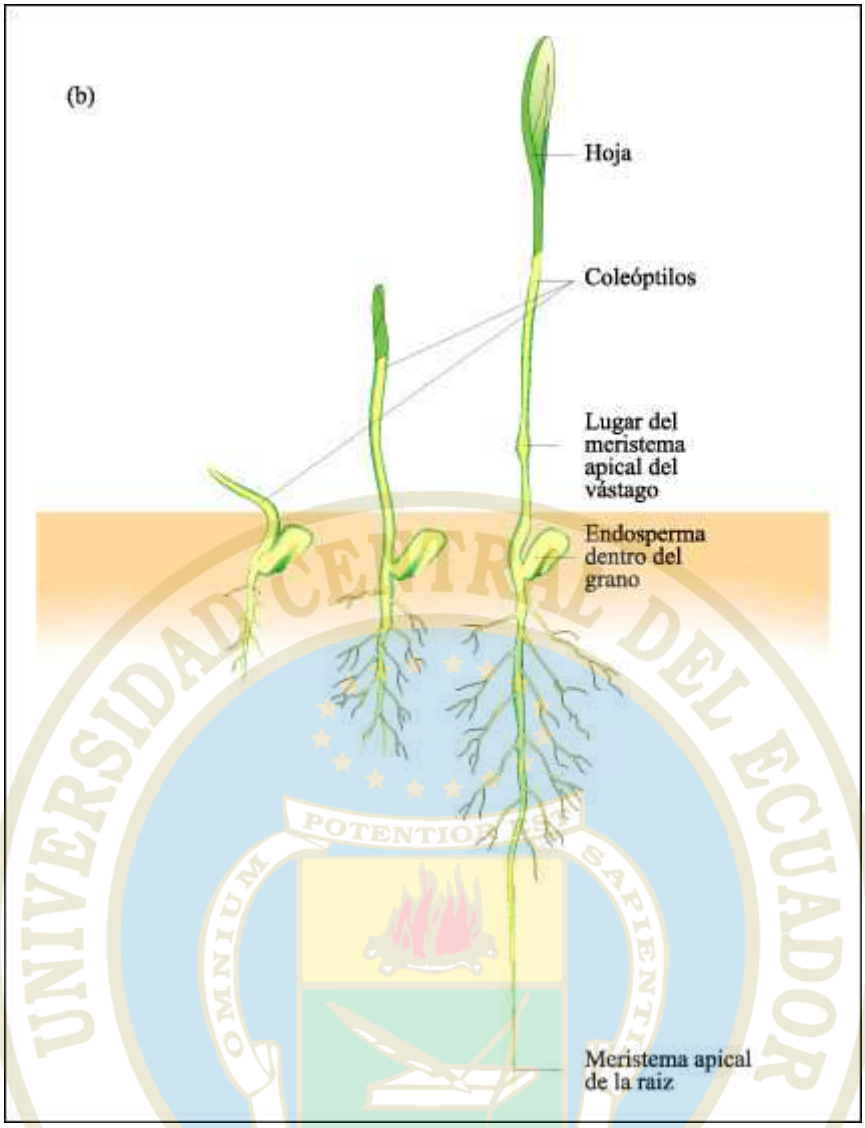
Características del crecimiento de la planta

Los embriones de muchas angiospermas pasan por un período de latencia antes de que germine la semilla. Con la germinación se reinicia el crecimiento, se rompe la cubierta de la semilla y surge el esporofito joven. Las primeras hojas de follaje se abren hacia el Sol y comienzan a hacer fotosíntesis, mientras que, internamente, continúa el proceso de crecimiento que da origen al cuerpo de la planta. En los primeros estadios del desarrollo, el crecimiento del joven esporofito depende de las reservas acumuladas en la semilla.



a) Desarrollo de una plántula de frijol, una dicotiledónea . x

Antes de la germinación, la semilla absorbe agua y se hincha, rompiendo la cubierta seminal. Primero emerge la raíz joven, seguida del hipocótilo ("debajo de los cotiledones"). Los cotiledones finalmente se marchitarán y caerán. Luego emerge el epicótilo que se encuentra entre cotiledón y haz de hojas.



b) Desarrollo de una plántula de maíz, una monocotiledónea .

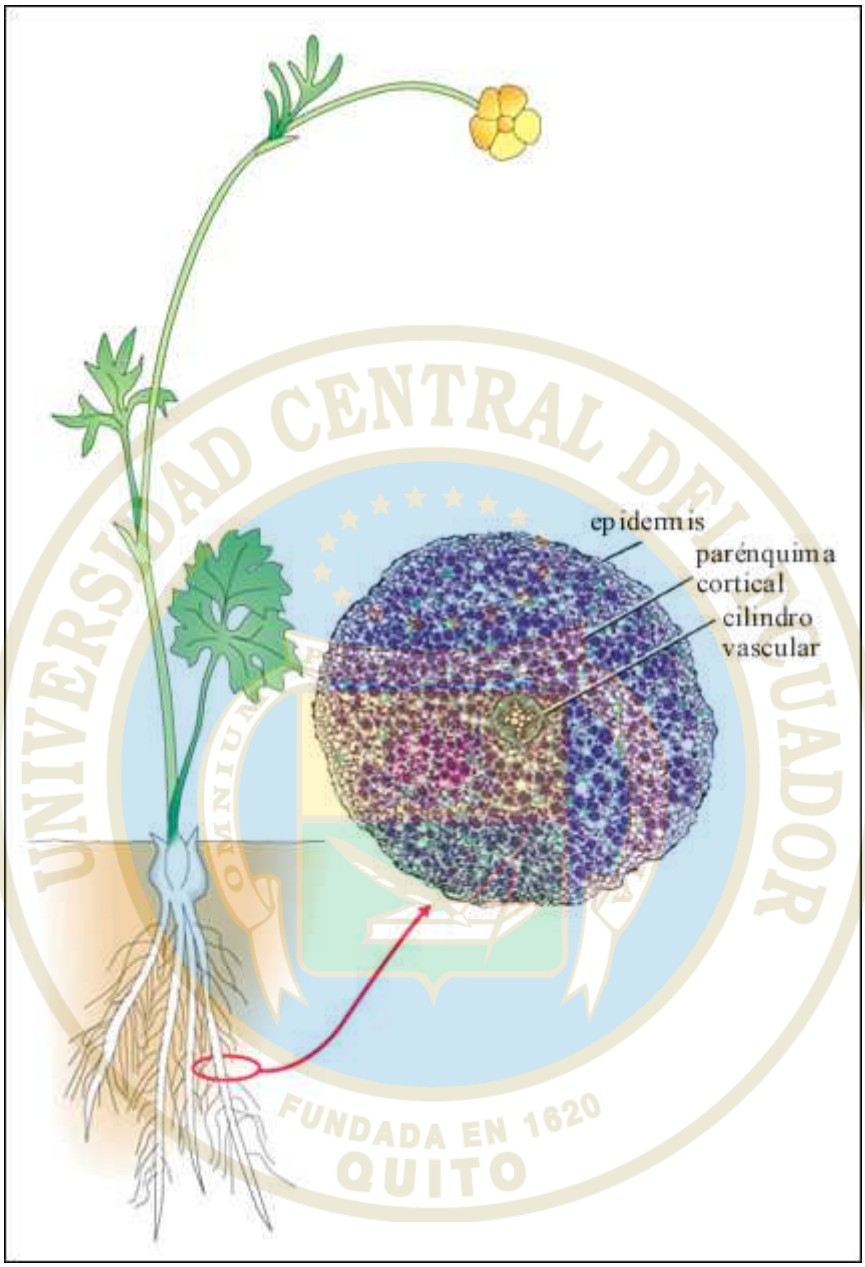
La primera estruc-tura que aparece por encima del suelo es el coleóptilo, que forma una vaina cilíndrica sobre el vástago en crecimiento de la planta. Típicamente, el resto de endosperma, con el escudete (el cotiledón único) en su interior, está presente en la joven plántula.

El crecimiento primario de la planta implica la diferenciación de los tres sistemas de tejido, el alargamiento de las raíces y tallos, y la formación de las raíces laterales y de las ramas. Después de completarse el desarrollo del embrión, el crecimiento primario posterior se origina en los meristemas apicales de la raíz y del vástago. Las plantas, a diferencia de los animales, continúan creciendo durante todo su ciclo de vida.

Raíces

Las raíces son estructuras especializadas que fijan la planta al suelo e incorporan agua y minerales esenciales. La raíz embrionaria, o radícula, es la primera estructura que rompe la cubierta seminal y se elonga rápidamente.

La estructura interna de la raíz de las angiospermas es comparativamente simple. En las dicotiledóneas y en la mayoría de las monocotiledóneas los tres sistemas de tejidos (dérmico, fundamental y vascular) están dispuestos en tres capas concéntricas: la epidermis, la corteza y el cilindro central.



Raíz de un ranúnculo, una dicotiledónea, en corte transversal.

Los plástidos en las células parenquimáticas de la corteza contienen granos de almidón, teñidos en púrpura en esta preparación.

Las raíces jóvenes tienen una capa externa de epidermis y, a lo sumo, una cutícula muy delgada. Prolongaciones de las células epidérmicas forman los pelos radicales, que incrementan en sumo grado la superficie absorbente de la raíz. Debajo de la epidermis está el tejido fundamental de la raíz, la corteza, compuesta principalmente por células parenquimáticas, frecuentemente especializadas en el almacenamiento. La capa más interna de la corteza es la endodermis, una sola

capa de células especializadas cuyas pare-des contiguas, en las que se ha depositado suberina, conforman la banda de Caspary.

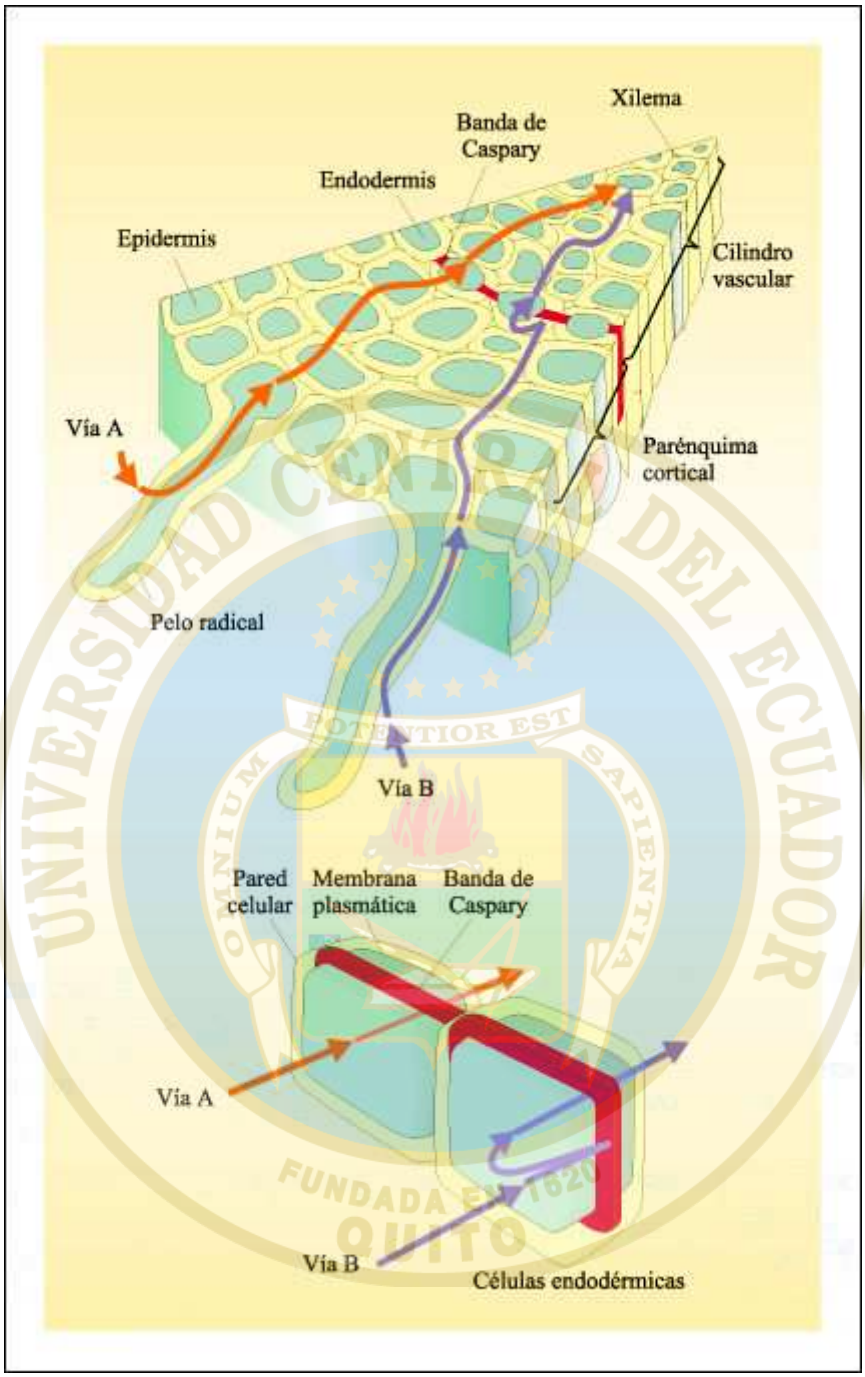
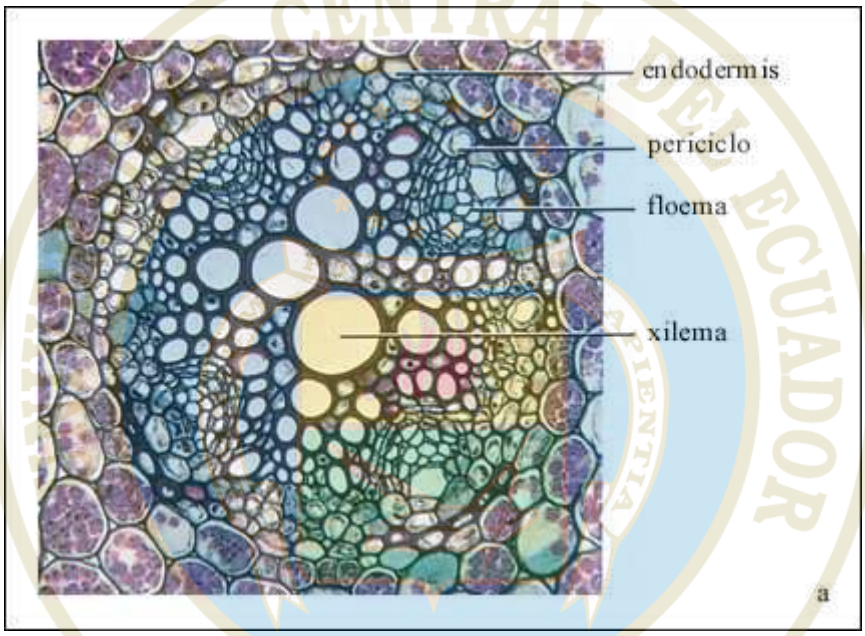


Diagrama de un corte transversal de una raíz que muestra las dos vías de absorción de agua y sustancias disueltas.

La mayor parte de los solutos y parte del agua que entra en la raíz siguen la vía A, que se indica en color rojo; los solutos penetran a las células de la epidermis de la raíz por transporte activo o por difusión facilitada; en tanto que el agua se mueve por diferencia de gradiente de potencial hídrico. Luego de atravesar las membranas celulares, ya en el simplasma de la raíz, el agua y los solutos se desplazan de una a otra célula a través de los plasmodesmos. El simplasma es la continuidad del protoplasma a través de los plasmodesmos. Otra parte del agua y algunos de los

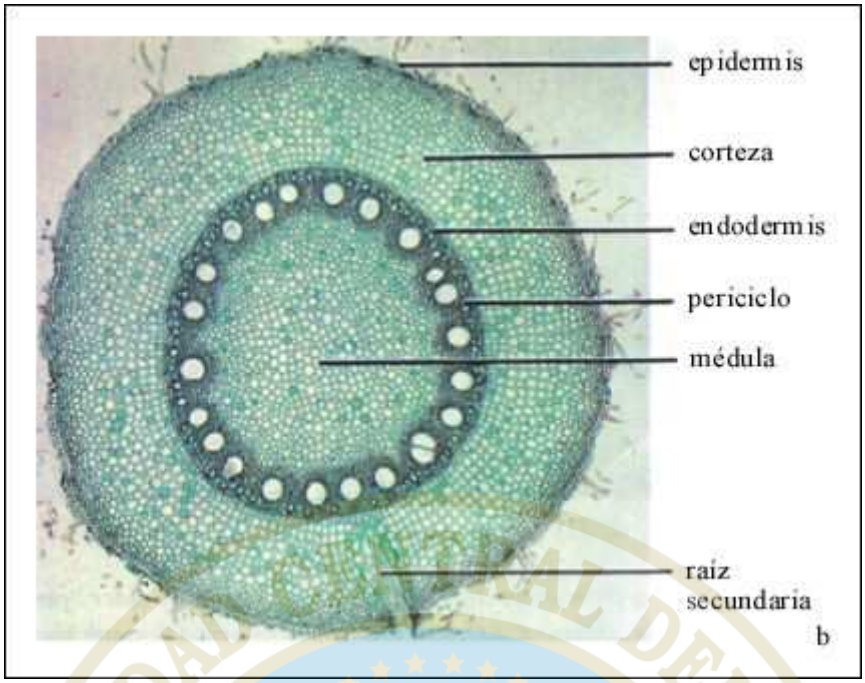
solutos que entran a la raíz siguen la vía B, indicada en color azul, moviéndose a través de las paredes celulares y a lo largo de sus superficies. Nótese, sin embargo, la ubicación de la banda de Caspary y de qué manera bloquea la vía B en torno a todo el cilindro vascular de la raíz. Para atravesar la banda de Caspary, tanto el agua como los solutos tienen que ser transportados a través de las membranas celulares de las células endodérmicas o de otras células situadas más externamente, a través de la vía A. Después que el agua y los solutos han cruzado la endodermis, la mayoria de los solutos continúan a lo largo de la vía A hasta las células conductoras del xilema, y la mayor parte del agua retorna a la vía B para cubrir la distancia que resta hasta las células del xilema. En las zonas más jovenes de la raíz, donde aún no se ha formado la banda de Caspary, el agua y los nutrientes esenciales pueden alcanzar el xilema a través de la vía B.

Inmediatamente por dentro de la endodermis hay otra capa de células, el periciclo, del cual surgen las ramificaciones de la raíz. Por dentro del periciclo están el xilema y el floema.



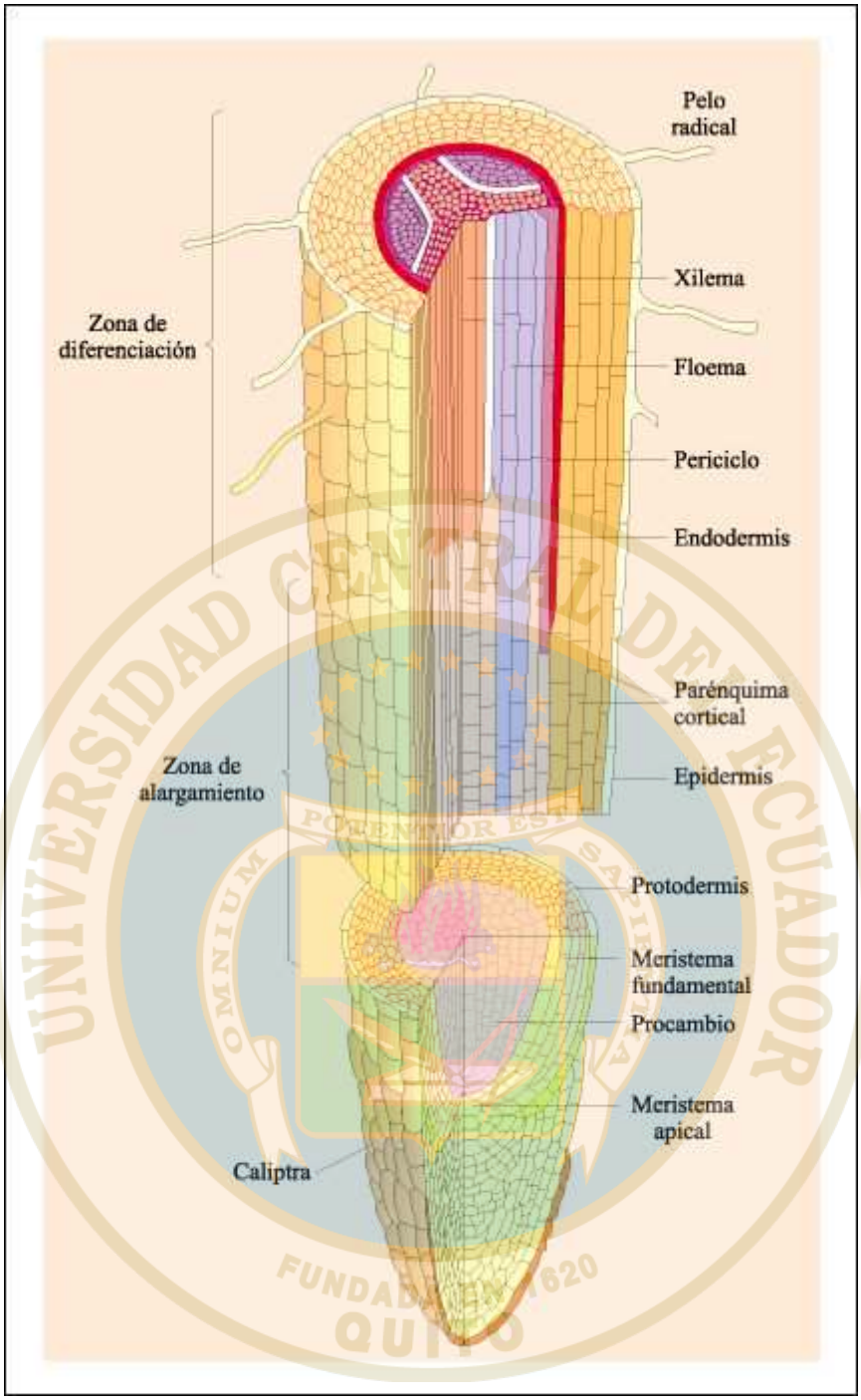
Detalle del cilindro vascular de la raíz del ranúnculo (una dicotiledónea).

La endodermis, que está por fuera del periciclo, se considera parte de la corteza. La endodermis contiene las bandas de Caspary



Corte transversal de la raíz de una planta de maíz (una monocotiledónea), que muestra el cilindro vascular que rodea la médula.

Parte de una raíz secundaria que surge del periciclo se puede ver en la porción inferior de esta microfotografía.



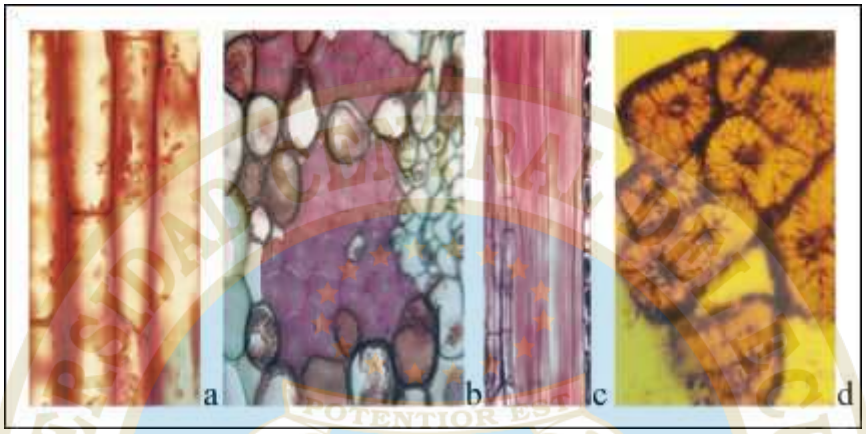
Las regiones de crecimiento de una raíz de dicotiledónea.

Las células nuevas se producen por división de las células del meristema apical. Las células que se encuentran por encima del meristema sufren una serie característica de cambios a medida que aumenta la distancia entre ellas y el ápice de la raíz. Primero hay una tasa máxima de división, seguida por alargamiento celular con pocas divisiones posteriores. Cuando las células se alargan, se diferencian en los tres meristemas primarios que originan los tres sistemas de tejido de la raíz. La protodermis se transforma en epidermis, el meristema fundamental, en corteza, y el procambio se transforma en el xilema primario y el floema primario. Algunas de las células producidas por el meristema apical se diferencian y forman la caliptra protectora de la raíz.

Tallos

Los tallos portan las hojas de la planta y son la vía por la cual las sustancias se transportan desde las raíces hacia las hojas, y viceversa.

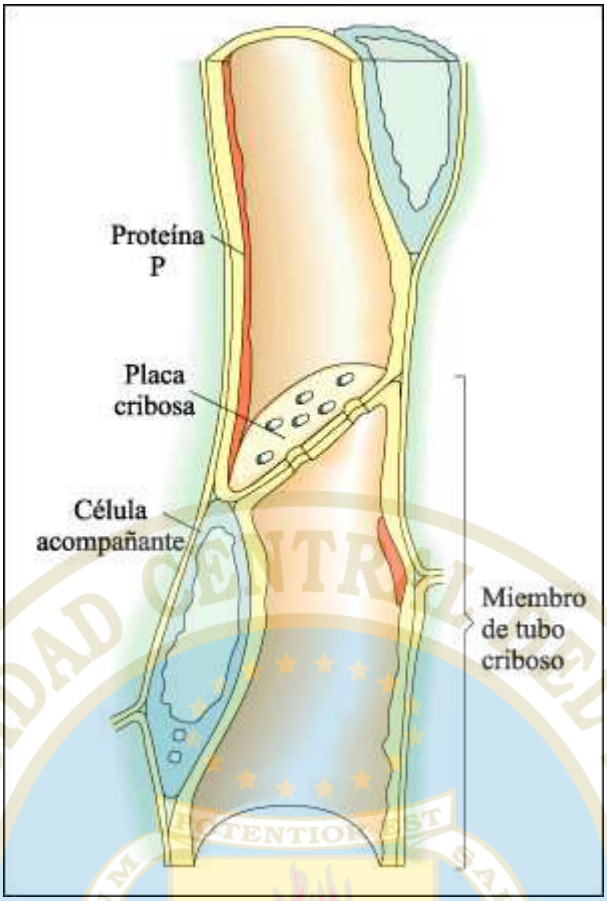
Los tallos verdes, al igual que las hojas, tienen una capa externa de células epidérmicas cubiertas con una cutícula. La masa del tallo joven es tejido fundamental, que puede dividirse en un cilindro externo (la corteza) y un núcleo interno (la médula). El tejido fundamental está compuesto principalmente por células parenquimáticas, pero también puede contener células colenquimáticas y esclerenquimáticas (fibras y esclereidas).



Algunos tipos de células del tejido fundamental de los tallos.

a) Células colenquimáticas vistas en corte longitudinal. b) Corte transversal y c) corte longitudinal de fibras del floema del tallo de un tilo (Tilia americana). Sólo una porción de la longitud de las fibras puede verse en c). d) Las esclereidas, otro tipo de células esclerenquimáticas, tienen paredes lignificadas muy gruesas.

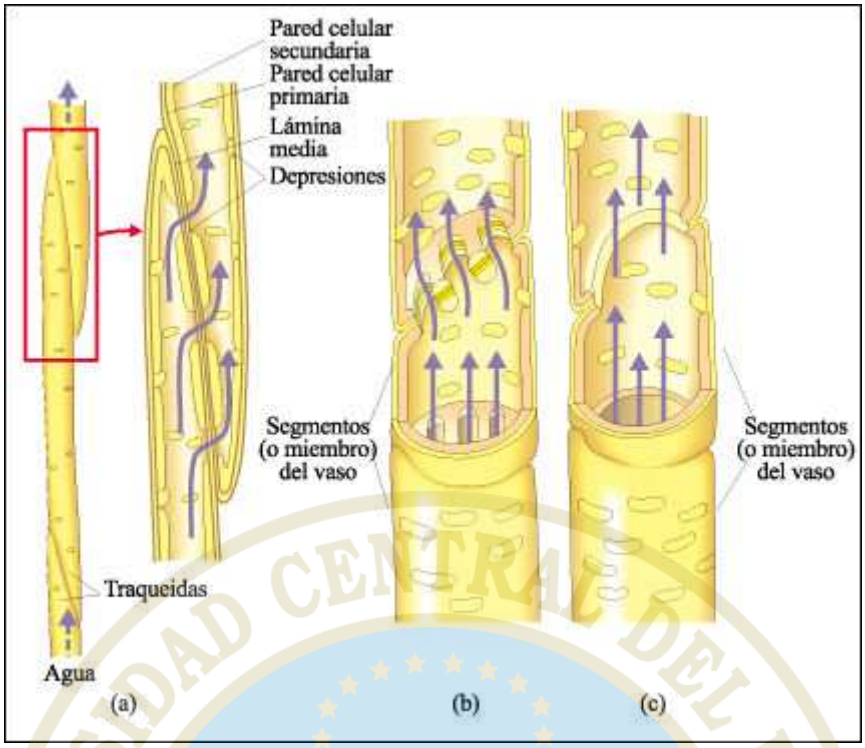
Los tejidos vasculares consisten en floema y xilema. En las angiospermas, las células de conducción del floema son los miembros de tubo criboso, células vivas con paredes terminales perforadas, que forman tubos cribosos continuos. Asociada íntimamente con cada miembro de tubo criboso hay una célula acompañante.



En las angiospermas, los elementos conductores del floema son tubos cribosos, constituidos por células individuales, los miembros de tubo criboso.

Las células de los tubos cribosos, que carecen de núcleo a la madurez, se encuentran habitualmente en íntima asociación con las células acompañantes, que tienen núcleo. Los miembros de tubo cribosos se unen a los otros miembros del tubo por sus extremos mediante placas cribosas. En la figura se observa una vista longitudinal de tubo criboso en el tallo del zapallito (Cucurbita maxima). La proteína P tapiza la superficie interna de las paredes celulares de los miembros de tubo criboso.

El tejido de conducción del xilema está constituido por una serie de traqueidas o vasos. Las traqueidas y los vasos se caracterizan por tener paredes secundarias gruesas y están muertos a la madurez funcional.

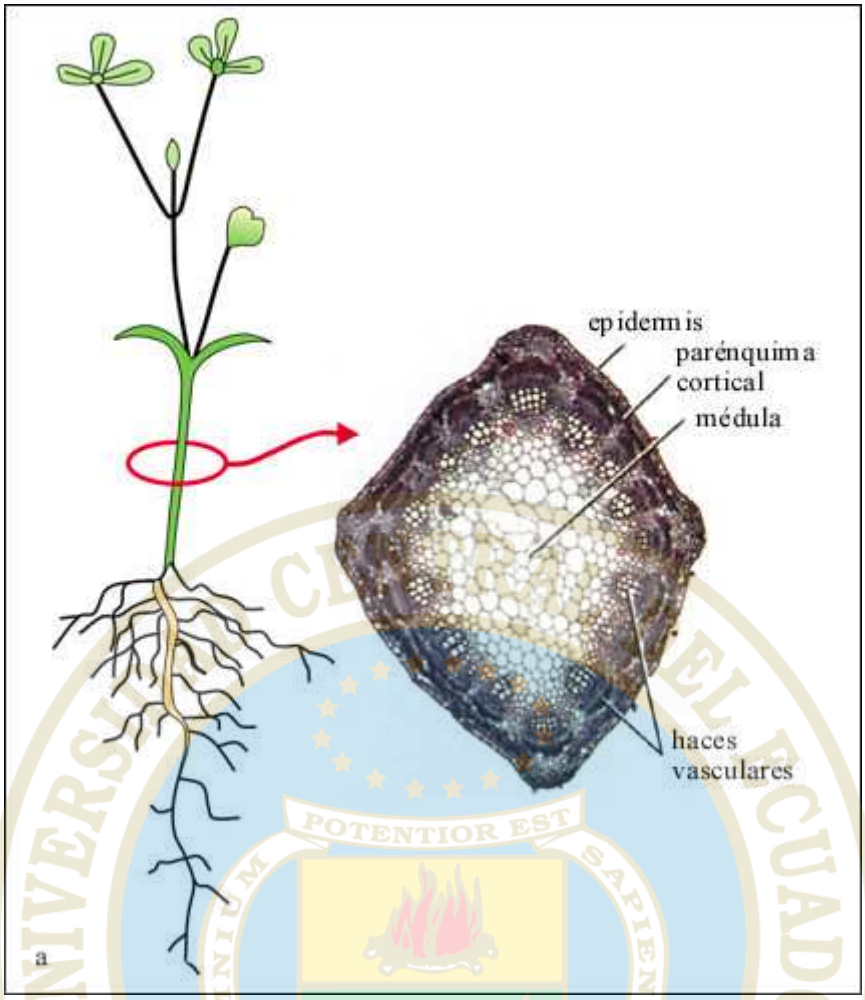


Las traqueidas y los vasos, las células que componen el xilema en las angiospermas.

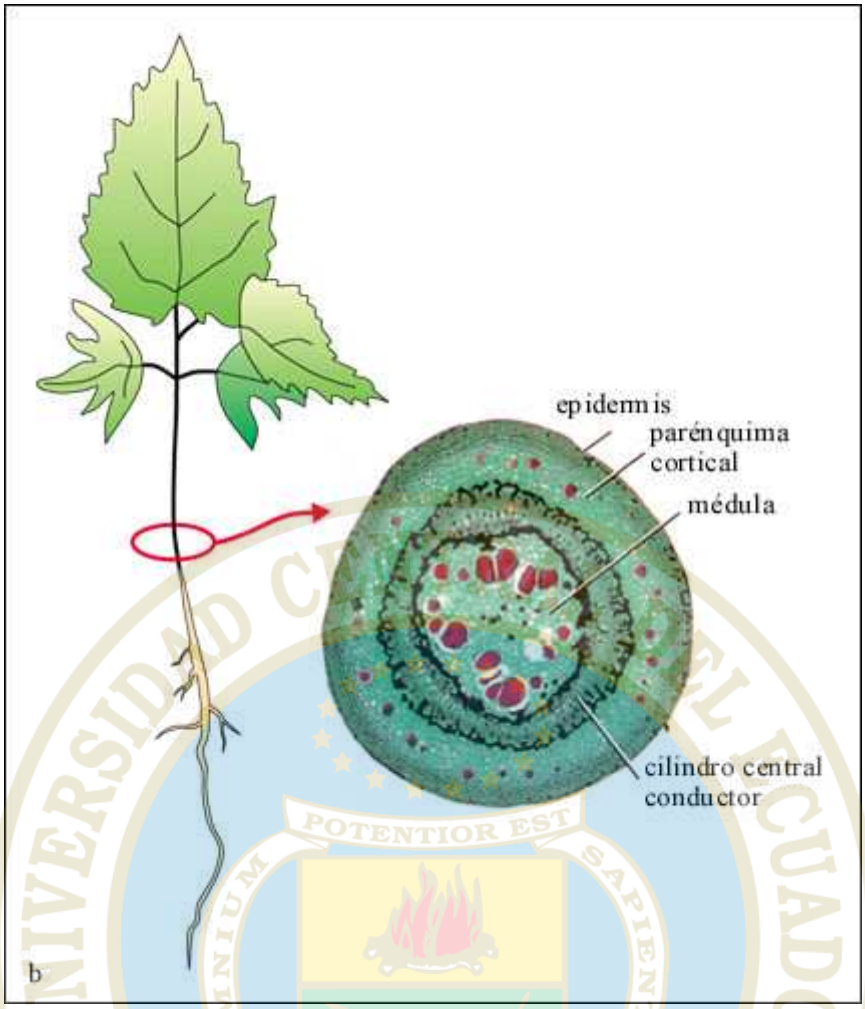
a) Las traqueidas son un tipo más primitivo y menos eficiente de célula conductora que predominan en las gimnospermas. El agua que se mueve de una traqueida a otra pasa a través de depresiones. Estas depresiones no son perforaciones, sino simplemente áreas en las cuales no hay una pared celular secundaria. Por lo tanto, el agua que se mueve de una traqueida a otra pasa a través de dos paredes celulares primarias y de la laminilla media. Los vasos, característicos de las angiospermas, difieren de las traqueidas en que las paredes primarias y las laminillas medias de los vasos están perforadas en los extremos, donde se unen con otros vasos. b) Puede haber numerosas perforaciones en células contiguas de miembros de vaso, o c) las paredes contiguas pueden disolverse por completo cuando las células maduran formando una sola abertura. Los vasos se caracterizan también por ser más cortos y más anchos que las traqueidas y sus paredes contiguas son menos oblicuas. Los vasos se conectan con otros vasos y también con otras células por depresiones de las paredes laterales. d) Vista del interior de un vaso en el xilema de una raíz de sostén de una planta de maíz

El floema y el xilema también contienen células parenquimáticas y fibras.

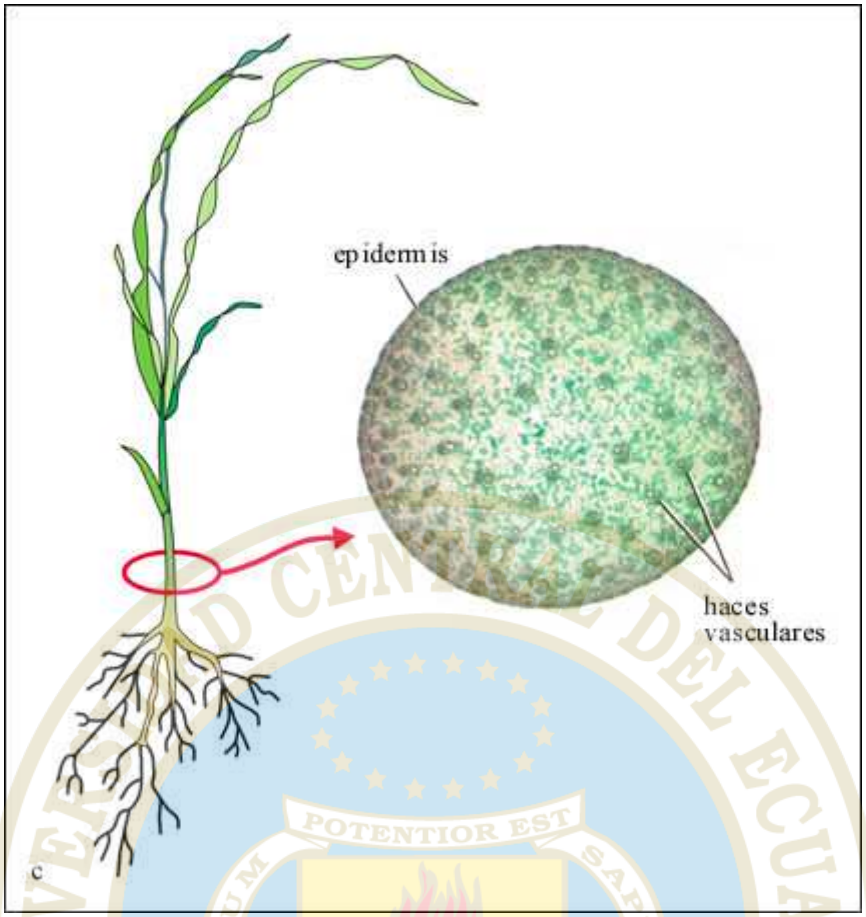
La altura (o longitud) de las partes aéreas de la planta se incrementa por el crecimiento primario del sistema de vástago. Los primordios foliares surgen del meristema apical del vástago. Cuando los nudos se separan por el alargamiento de los internudos, pequeñas masas de meristema (yemas) se forman en las axilas de las hojas. Estas yemas axilares pueden permanecer latentes o pueden originar ramas o vástagos especializados. Entre los vástagos especializados que pueden formarse están los tubérculos, los tallos rastreros (estolones) y los rizomas, por medio de los cuales muchas especies se reproducen asexualmente, produciendo poblaciones de individuos genéticamente idénticos.



Cortes transversales de dos tallos de dicotiledónea y de un tallo de monoco-tiledónea. a) En la alfalfa, una dicotiledónea, el cilindro vascular está formado por haces vasculares separados.



b) En este tallo joven del tilo, también una dicotiledónea, el tejido vascular forma un cilindro continuo. Este tallo contiene conductos de mucílago, que se tiñen de rojo.



c) En el maíz, una monocotiledónea, numerosos haces vasculares están dispersos en el tejido fundamental.

Crecimiento primario del sistema del vástago

El sistema del vástago incluye el tallo y todas las estructuras que se desarrollan a partir de él; típicamente incluye todas las partes aéreas de la planta.

Primero ocurre la división celular, luego el alargamiento de las células y, finalmente, la diferenciación.

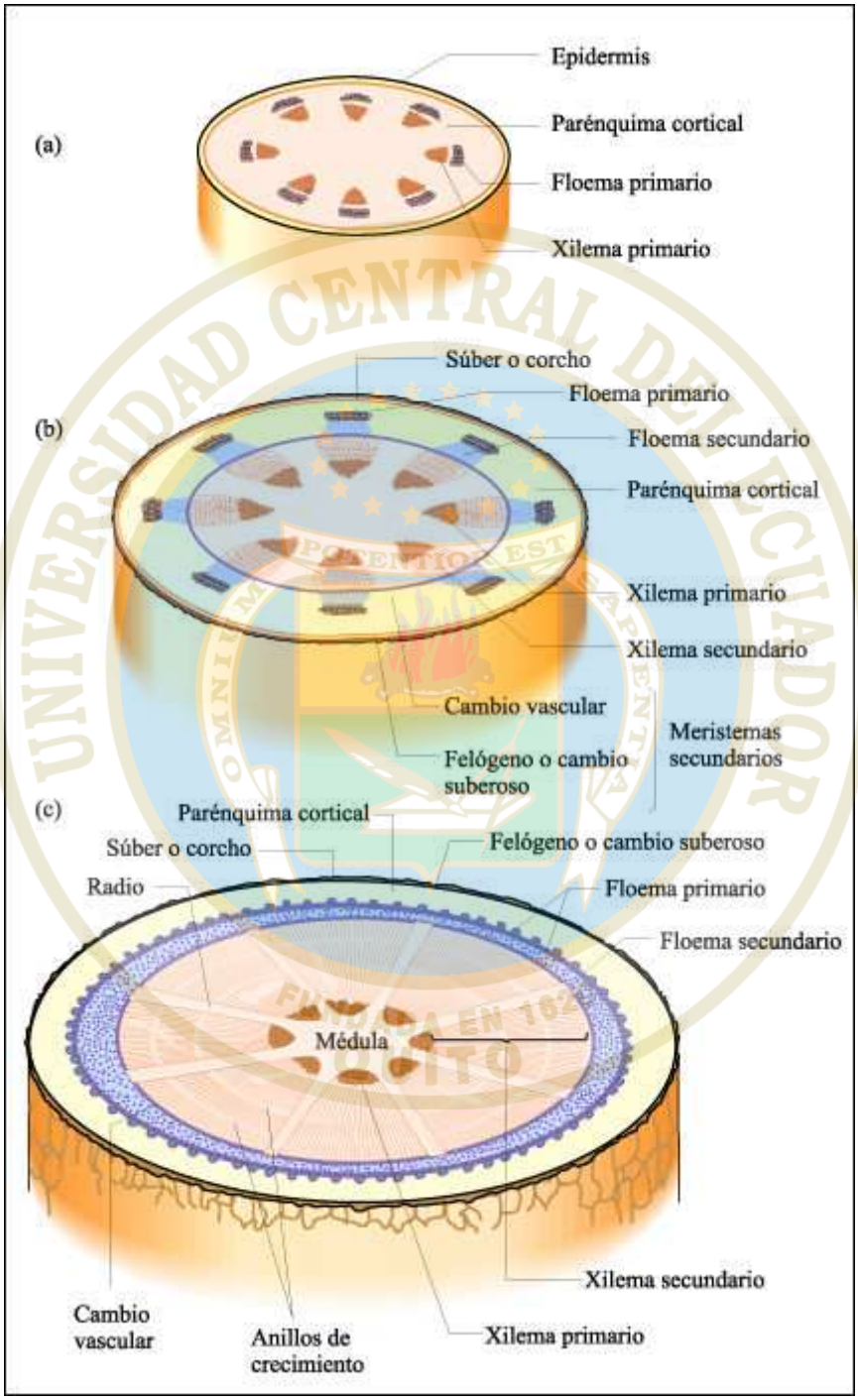
Los primordios foliares surgen del meristema apical del vástago. Cuando los nudos se separan por el alargamiento de los internudos, pequeñas yemas se forman en las axilas de las hojas. Estas yemas axilares pueden permanecer latentes o pueden originar ramas o vástagos especializados. Entre los vástagos especia-lizados que pueden formarse están los tubérculos, los estolones y los rizomas, por medio de los cuales muchas especies se reproducen asexualmente, produciendo poblaciones de individuos genéticamente idénticos.

Crecimiento secundario

La mayor parte de las plantas no sólo alcanzan mayor altura con la edad, sino que también crecen en diámetro. El proceso por el cual las dicotiledóneas leñosas incrementan el grosor de sus troncos, tallos, ramas y raíces se conoce como crecimiento secundario. Los así llamados "tejidos secundarios" no derivan de meristemas apicales sino que son producidos por meristemas laterales conocidos como cambio vascular y cambio suberoso.

Este crecimiento surge primariamente del cambio vascular, una vaina de tejido meristemático que rodea completamente al xilema y está rodeada completamente por el floema. Las células de cambio se dividen durante la estación de crecimiento, añadiendo nuevas células de xilema (xilema secundario) a sus superficies externas.

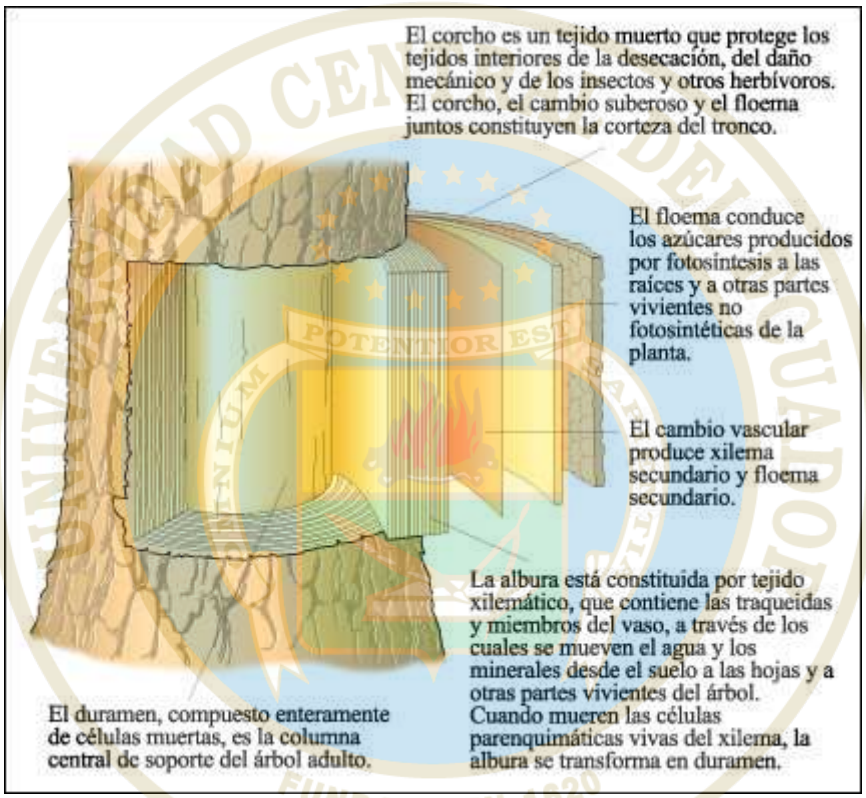
A medida que el tronco incrementa su diámetro, la epidermis finalmente se rompe y es reemplazada por corcho.



Etapas de crecimiento de un tallo de dicotiledónea.

a. Tallo de una dicotiledónea antes de que se inicie el crecimiento secundario.

b. Comienzos del crecimiento secundario. El xilema y el floema secundarios son producidos por el cambio vascular, un tejido meristemático formado en una etapa tardía del crecimiento pri-mario. A medida que el tronco incrementa su diámetro, la epidermis se estira y se desgarra. Esto es acompañado por la formación del cambio suberoso, a partir del cual se forma el cor-cho, que reemplaza a la epidermis.
c. Corte transversal de un tallo de tres años que muestra los anillos de crecimiento anuales. Los radios son hileras de células vivas que transportan nu-trientes y agua lateralmente (a través del tronco). En el perímetro de la capa más externa de crecimiento del xilema secundario se encuentra el cambio vascular, rodeado por una banda de floema secundario. El floema primario y la corteza finalmente se desprenderán. En un tallo más viejo, el cilindro delgado de floema secundario activo se encuentra en la inmediata proximidad del cambio vascular. Los tejidos que se encuentran por fuera del cambio vascular, incluido el floema, constituyen la corteza.



Un tronco de árbol en el que se muestran las relaciones de las capas concéntricas sucesivas.

El duramen está compuesto enteramente de células muertas. La corteza y la epidermis, que están por fuera del floema en un tallo verde, se desprenden durante el crecimiento secundario.

Capítulo 37. Procesos de transporte en las plantas

Una planta necesita mucha más agua que un animal de peso comparable. Esto se debe a que la casi totalidad del agua que entra en las raíces de una planta en crecimiento es liberada al aire como vapor de agua y sólo una pequeña proporción es realmente utilizada por las células vegetales. La pérdida de vapor de agua por las plantas se denomina transpiración. Como consecuencia de la transpiración, las plantas requieren de grandes cantidades de agua. Junto con la corriente de transpiración son incorporados elementos esenciales de origen mineral desde el suelo al interior de las células de las raíces.

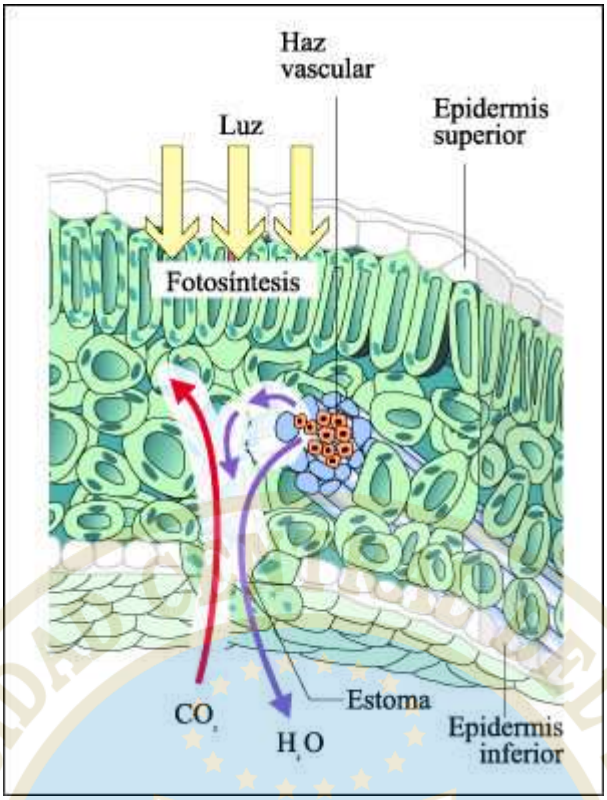
Además de agua y minerales, las células de una planta también necesitan esqueletos carbonados, los cuales constituyen su fuente de energía. El movimiento de los compuestos orgánicos desde las partes fotosintéticas de las plantas es conocido como translocación.

Los elementos minerales que necesitan las plantas son absorbidos por las raíces de la solución que las rodea y son transportados desde éstas hacia el vástago en la corriente transpiratoria. Aunque la disponibilidad de minerales depende principalmente de la naturaleza del suelo circundante, las actividades de los hongos y bacterias simbióticos desempeñan también un papel fundamental.

Movimiento de agua y minerales

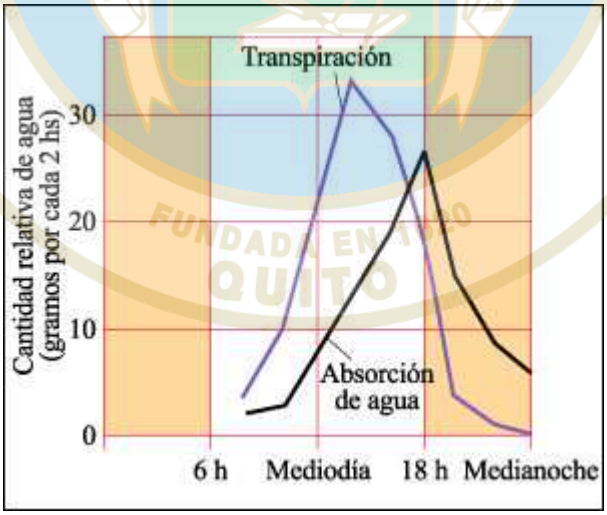
La pérdida de agua por parte de las plantas en forma de vapor se conoce como transpiración y es una consecuencia de la apertura de los estomas. Esta apertura es necesaria pues a través de los estomas ingresa el dióxido de carbono que se utiliza en la fotosíntesis.

A medida que el dióxido de carbono, esencial para la fotosíntesis, penetra en las hojas por los estomas se pierde vapor de agua a través de éstos. Aunque esta pérdida de agua plantea problemas serios para las plantas, suministra la fuerza motriz mediante la que se absorbe agua por las raíces. Además provee un mecanismo que enfría las hojas. La temperatura de una hoja puede ser hasta 10 ó 15 º C inferior a la del aire circundante. Esto ocurre porque el agua, al evaporarse, lleva consigo calor



Intercambio de agua y gases por los estomas.

El agua entra en la planta desde el suelo por las raíces. El movimiento del agua hacia las células de la raíz sólo es posible cuando el potencial hídrico en el suelo es mayor al potencial hídrico en las raíces.



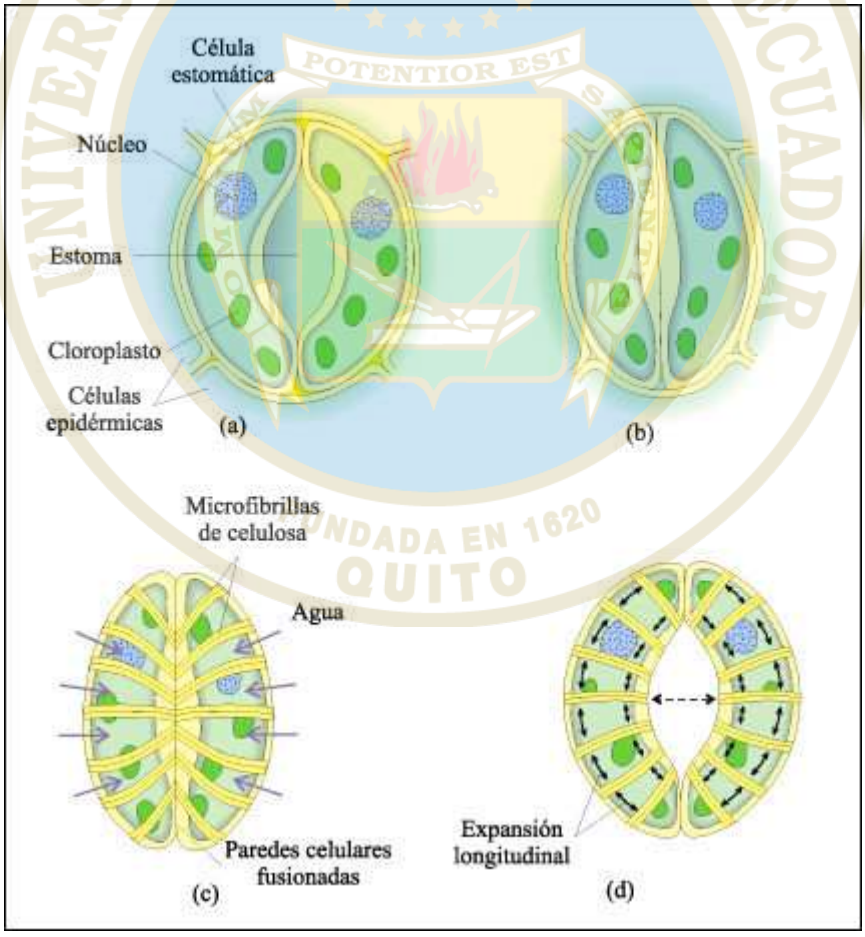
Mediciones efectuadas en árboles de fresno muestran que un aumento en la transpiración es seguido por un aumento en la absorción de agua.

Los datos del gráfico anterior sugieren que la pérdida de agua genera fuerzas que permiten su absorción.

Los procesos que conducen a la entrada de agua a las células de la raíz son capaces por sí solos -y bajo ciertas condiciones- de generar una presión positiva que crea una columna de agua. Tal presión, conocida como presión de raíz es, sin embargo, sólo suficiente para que el agua ascienda un corto trecho en el tallo. El agua viaja a través del cuerpo vegetal en las células conductoras del xilema (vasos y traqueidas).

De acuerdo con la teoría de cohesión-tensión, el agua se mueve en las traqueidas y vasos bajo presión negativa (presión menor a la atmosférica, también denominada tensión). Dado que las molé-culas de agua se mantienen juntas (cohesión), hay una columna continua de moléculas de agua que es arrastrada por tracción, desde la solución que se encuentra en el suelo al interior de la raíz, molécula por molécula, debido a la evaporación del agua en la parte superior.

La difusión de los gases, incluyendo al vapor de agua, hacia el interior y exterior de la hoja es regulada por los estomas. Los estomas se abren y se cierran por la acción de las células oclusivas, debido a cambios en la turgencia. La turgencia de estas células aumenta o disminuye por el movimiento del agua, que sigue al movimiento de iones potasio hacia adentro o hacia afuera de las células oclusivas. Diversos factores concurren a regular la apertura y cierre de estomas, los cuales incluyen el estrés hídrico, la concentración de dióxido de carbono, la temperatura y la luz.



Mecanismo de movimiento estomático.

Un estoma está bordeado por dos células oclusivas que:

a. abren el estoma cuando están turgentes y
b. lo cierran cuando pierden turgencia. La clave de la apertura de los estomas reside en las microfibrillas de celulosa dispuestas alrededor de las células oclusivas.
c. Cuando el agua entra a las células oclusivas, las células sólo pueden expandirse en dirección longitudinal.
d. Como las dos células están unidas por los extremos, esta expansión longitudinal las obliga a arquearse y al estoma a abrirse.

Los elementos esenciales de origen mineral son incorporados desde el suelo al interior de las células de las raíces a través de la actividad de transportadores específicos, y son transportados al vástago -tras ser volcados al xilema- junto con la corriente de transpiración. Cumplen una variedad de funciones en las plantas, algunas de las cuales no son específicas, como, por ejemplo, los efectos que ejercen sobre el potencial osmótico. Otras funciones son específicas, como la presencia de magnesio en la molécula de clorofila. Algunos minerales son componentes esenciales de los sistemas enzimáticos.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO

Resumen de los elementos minerales requeridos por todas las plantas

Elemento	Forma principal en la que se lo absorbe	Concentración aproximada en plantas enteras sanas (% peso seco)	Algunas funci
Macronutrientes			
Nitrógeno	NO_3^- (o NH_4^+)	1-4%	Componente de aminoácidos, ácidos nucleicos, clorofila y co
Potasio	K^+	0,5-6%	Involucrado en el mantenimient y, por lo tanto, en la apertura y estomas; importante en el mar balance iónico; activador de mu Involucrado también en el movi
Calcio	Ca^{2+}	0,2-3,5%	Componente de las paredes ce enzimático; involucrado en la p membrana celular y en el trans hormonas. Importante como se
Fósforo	$H_2PO_4^-$ o HPO_4^{2-}	0,1-0,8%	Componente de los compuesto llevan energía (ATP y ADP), fos nucleicos y varias coenzimas e
Magnesio	Mg^{2+}	0,1-0,8%	Parte de la molécula de clorofil numerosas enzimas
Azufre	SO_4^{2-}	0,05-1%	Componente de algunos amino coenzima A
Micronutrientes			
Hierro	Usualmente absorbido desde el suelo, acomplejados con fitosideróforos (sustancias orgánicas secretadas por las raíces); también como Fe^{2+} o Fe^{3+}	25-300 partes por millón (ppm)*	Requerido para el desarrollo de componente de los citocromos
Cloruro	Cl^-	100-10.000 ppm	Involucrado en la ósmosis y el esencial en la fotosíntesis y en cuales se produce oxígeno
Cobre	Cu^{2+}	4-30 ppm	Activador o componente de cie
Manganeso	Mn^{2+}	15-800 ppm	Activador de ciertas enzimas; integridad de la membrana del liberación de oxígeno en la foto
Zinc	Zn^{2+} y también acomplejado con sustancias orgánicas secretadas por las raíces	15-100 ppm	Activador o componente de mu importante en el mantenimiento las membranas; requerido en l hormonas vegetales
Boro	BO^{3-} (borato) o $B_4O_7^{2-}$ (tetraborato)	5-75 ppm	Influye en la utilización de Ca^{2+} ácidos nucleicos y la integrida
Molibdeno	MoO_4^{2-}	0,1-5,0 ppm	Requerido para el metabolismo
Elementos esenciales para algunas plantas u organismos fijadores de nitrógeno			
Cobalto	Co^{2+}	Vestigios	Requerido por los microorganis nitrógeno
			Requerido por ciertas especies

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST SALIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO

El movimiento de los azucares: translocación

Las células fotosintéticas de una planta, que son típicamente más abundantes en las hojas, capturan la energía de la luz solar con la que elaboran moléculas para su propio uso. Además, estas moléculas orgánicas son la fuente de energía para todas las otras células de la planta.

El proceso por el cual los productos de la fotosíntesis son transportados a otros tejidos de la planta se conoce como translocación.

Este proceso tiene lugar en el floema y sigue un patrón de "fuente a destino". De acuerdo con la hipótesis de la corriente por presión, los azúcares ingresan en los tubos cribosos de la hoja por transporte activo y salen a otras partes del cuerpo de la planta, donde se los necesita para crecer y obtener energía. El agua se mueve hacia el interior y hacia el exterior de los tubos cribosos por ósmosis, siguiendo a las moléculas de azúcar.

Estos procesos crean una diferencia en el potencial hídrico a lo largo del tubo criboso, lo que hace que el agua y los azúcares disueltos en ella se muevan por flujo global a lo largo del tubo criboso.

El modelo de la hipótesis de corriente por presión se puede representar con dos balones A y B. interconectados y permeables al agua, que se colocan en un baño de agua destilada. El balón A contiene una determinada concentración de sacarosa y el balón B, para para hacer el ejemplo más sencillo, originalmente contiene sólo agua. El agua entra al balón A desde el medio que lo rodea. La entrada de agua incrementa la presión hidrostática dentro de este balón y hace que el agua y los solutos en su interior se muevan a lo largo del tubo hasta el segundo balón, el balón B. Si éste estuviera conectado con un tercer balón C, que tuviera una concentración aun menor de sacarosa (del mismo modo en que los miembros de tubo criboso están conectados en serie) la solución pasaría del balón B al C por el mismo proceso, y así indefinidamente a favor del gradiente de concentración de sacarosa.

Las moléculas de azúcar entran por transporte activo a una célula acompañante situada en la fuente, y luego pasan al tubo criboso a través de las muchas conexiones citoplasmáticas de la pared celular común del tubo criboso y de su célula acompañante. Como consecuencia del aumento en la concentración de azúcar, el potencial hídrico disminuye y el agua entra en el tubo criboso. Las moléculas de azúcar dejan el tubo criboso en el destino y la concentración de azúcar en este tubo criboso disminuye. Como resultado, el agua sale del tubo criboso. Dada la secreción activa de moléculas de azúcar hacia el interior del tubo criboso en la fuente y su salida del tubo criboso en el destino, se produce un flujo de la solución de azúcar a lo largo del tubo, entre la fuente y el destino.

Factores que influyen en la nutrición de las plantas

Las características del suelo que afectan la disponibilidad de minerales para las plantas incluyen: la roca madre, el tamaño de las partículas, la cantidad de humus que contiene y el pH. El suelo, la capa más superficial de la corteza terrestre, está compuesto por minerales derivados de las rocas que les han dado origen asociados con material orgánico en diversos grados de descomposición.

Típicamente tiene tres capas: el horizonte A, el horizonte B y el horizonte C. El horizonte A, o capa superior del suelo, es la zona de acumulación máxima de

materia orgánica (humus). El horizonte B, o subsuelo, está formado por el producto de la alteración de la roca madre y es pobre en materia orgánica; en este horizonte, se suelen acumular los nutrientes minerales que se han lixiviado del horizonte A. El horizonte C está constituido por rocas sueltas que se extienden hasta el lecho de rocas que se encuentra por debajo de ellas y que constituye el material originario del suelo.

La profundidad y la composición de estas tres capas y en consecuencia la fertilidad del suelo varían considerablemente en ambientes diferentes.

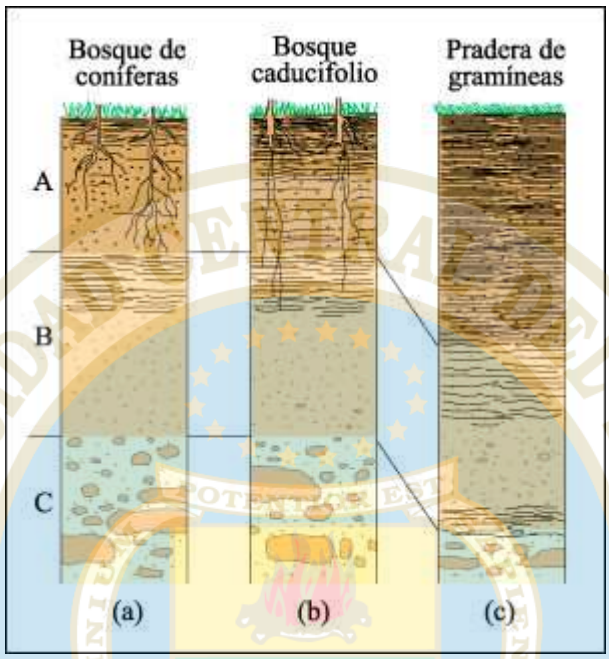


Diagrama de las capas de suelo de tres tipos principales de suelos.

a) Bosque de coníferas. b) Bosques caducos fríos o templados. c) Praderas de gramíneas.

El mantillo material en descomposición que se encuentra sobre la superficie del suelo de los bosques australes y septentrionales de coníferas es ácido y se descompone lentamente; el suelo tiene poca acumulación de humus, es muy ácido y pierde elementos minerales por lixiviación (lavado). En los bosques caducos fríos o templados, la descomposición es algo más rápida, la pérdida de minerales por lixiviación es menos extensa y el suelo es más fértil. Estos suelos han sido usados intensamente para la agricultura, por lo cual es necesario prepararlos añadiendo cal (para disminuir la acidez) y fertilizantes. En las praderas de gramíneas, casi todo el material vegetal que se encuentra sobre la superficie del suelo muere cada año, al igual que muchas de las raíces, y grandes cantidades de materia orgánica regresan, así, constantemente al suelo. Además, las raíces finamente divididas penetran extensamente en el suelo. El resultado es un suelo muy fértil.

La disponibilidad de nutrientes minerales esenciales depende, en gran medida, de las características de la roca madre a partir de la cual se haformado.

El material originario tiene una obvia influencia sobre las características de los suelos, entre ellas, la capacidad de retención del agua y la disponibilidad de nutrientes esenciales. Tales características dependen de la incidencia de otros factores igualmente importantes: el clima (sobre todo las precipitaciones y la

temperatura), el relieve, los seres vivos que lo habitan y la edad del suelo. En un ambiente no perturbado, la mayor parte de los nutrientes minerales permanecen dentro del sistema formado por el suelo mismo, las plantas, los microorganismos y la pequeña fauna que el suelo contiene y mantiene.

Las propiedades de los suelos resultan de la interacción entre los factores mencionados. Esta interacción se refleja en el tamaño de los fragmentos producidos por la alteración del material originario. Los fragmentos más pequeños de roca se clasifican como arena, limo y arcilla. La proporción entre estos componentes varía de un suelo a otro. El agua y los iones en solución drenan rápidamente a través de suelos compuestos en su mayor parte por partículas grandes (suelo arenoso). Un suelo compuesto principalmente por partículas pequeñas (arcilla) retiene agua.

El pH del suelo es determinado por los múltiples factores que intervienen en la génesis del suelo. A su vez, el pH del suelo afecta de modo singular su capacidad para retener minerales. Afecta también, en forma marcada y diferente, la solubilidad de ciertos iones.

Las plantas, en general, producen una acidificación del medio, lo que ayuda a degradar las superficies de las rocas y a liberar iones cargados positivamente de estas superficies. Cuando las partes vegetales mueren y se descomponen, se añaden constantemente al humus, cambiando así, no sólo el contenido del suelo, sino también su textura y su capacidad para retener minerales y agua. A su vez, las plantas dependen del contenido mineral del suelo y de su capacidad de retención de agua y nutrientes. Cuando estos factores mejoran, se favorece el crecimiento de las plantas. A menudo cambia también la abundancia relativa de las especies que en él crecen; nuevas especies son capaces de colonizarlo en tanto que otras desaparecen. Esto produce, a su vez, cambios posteriores en el suelo. Así, en condiciones naturales, el suelo -y la disponibilidad de nutrientes y agua para las raíces de las plantas- están cambiando constantemente.

En la nutrición de las plantas, hay dos tipos de relaciones simbióticas que son importantes: las micorrizas y las relaciones en que intervienen bacterias fijadoras de nitrógeno. Las asociaciones entre bacterias fijadoras de nitrógeno, tales como los rizobios, y las raíces de ciertas plantas, particularmente leguminosas, dan como resultado la incorporación del nitrógeno gaseoso de la atmósfera en compuestos orgánicos nitrogenados.



a) Nódulos fijadores de nitrógeno en las raíces de una planta de soja, una leguminosa.b) Microfotografía de barrido de las células del interior del nódulo radical de la alfalfa.

Los nódulos como los que se ven en la figura, son el resultado de una asociación simbiótica entre una bacteria del suelo (Rhizobium) y células de la raíz.



Capítulo 38. Regulación del crecimiento y desarrollo de las plantas

Las plantas responden a los estímulos de sus ambientes internos y externos. Estas respuestas les permiten desarrollarse normalmente y mantenerse en contacto con las condiciones cambiantes que imperan en el medio en que viven.

Las hormonas son factores importantes en las respuestas de las plantas. Una hormona es un producto químico producido en tejidos particulares de un organismo y llevado a otros tejidos de ese organismo, donde ejerce una o más influencias específicas. Característicamente, una hormona es activa en cantidades extremadamente pequeñas.

Nuestro conocimiento de las hormonas vegetales y de sus efectos sobre el crecimiento comenzó con el estudio del fototropismo. Éste sigue siendo un punto de partida apropiado en la consideración de las respuestas de las plantas. Los cinco grupos principales de hormonas que han sido aisladas de las plantas son las auxinas, citocininas, etileno, ácido abscísico y giberelinas. También pueden estar presentes otras sustancias reguladoras del crecimiento.

Las plantas responden a diversos estímulos ambientales. El fototropismo -la curvatura de una planta hacia la luz- y el geotropismo -la capacidad del vástago para crecer hacia arriba y de la raíz para crecer hacia abajo- son dos respuestas que otorgan un alto valor de supervivencia a las plantas jóvenes. En muchas regiones de la biosfera, los cambios ambientales más importantes que afectan a las plantas (y, de hecho, a los organismos terrestres en general) son los que resultan del cambio de las estaciones. La respuesta de los organismos a cambios en la duración relativa de los períodos de luz y oscuridad en un ciclo de 24 horas se denomina fotoperiodicidad. Esta respuesta controla la iniciación de la floración en muchas plantas.

Los ciclos regulares de crecimiento y actividad que ocurren aproximadamente cada 24 horas se denominan ritmos circadianos. Estos ritmos son controlados por un oscilador endógeno -el reloj biológico -. La principal función del reloj biológico, aparentemente, es suministrar el mecanismo de medición del tiempo necesario para los fenómenos de fotoperiodicidad.

Algunas especies vegetales muestran movimientos específicos, rápidos, que se producen como respuesta al tacto. Además, todas las plantas vasculares parecen responder a otros estímulos mecánicos con patrones de crecimiento alterados, lo

que da como resultado plantas más bajas y robustas. Muchas angiospermas también pueden liberar sustancias volátiles, lo que constituye una comunicación química con otros individuos de la misma especie.

Fototropismo y el descubrimiento de las hormonas vegetales

Un tropismo es una respuesta de crecimiento que implica la curvatura de una parte de la planta en el mismo sentido -o en sentido contrario- en el que actúa un estímulo. Si la parte de la planta se curva hacia el estímulo, se dice que el tropismo es positivo, si se curva en sentido contrario, el tropismo es negativo. Una de las respuestas más evidentes y de utilidad en las plantas es su fototropismo positivo, o sea, su curvatura hacia la luz.

Charles Darwin y su hijo Francis realizaron, en 1880, algunos de los primeros experimentos sobre fototropismo. Trabajando con plántulas de gramíneas, fueron capaces de determinar que ciertas zonas de las plantas son las que perciben el estímulo necesario para que ocurra la curvatura hacia la luz. En efecto, ellos observaron que la curvatura ocurre por debajo del ápice, en una parte inferior del coleóptilo.

La luz que incide en un coleóptilo en crecimiento hace que se curve hacia ella. La colocación de una cubierta opaca sobre el extremo de la plántula inhibe su curvatura, pero un collar opaco ubicado por debajo del ápice no la inhibe. Estos experimentos indican que "algo" producido en el ápice de la plántula, y transmitido hacia abajo en el tallo, provoca la curvatura.

En 1926, el fisiólogo botánico holandés Frits W. Went logró, por medio de un experimento, separar esa "influencia" de las plantas que la producían.
Went cortó los ápices de los coleóptilos de plántulas de avena y los colocó sobre una capa de agar, con las superficies de corte en contacto con el agar, de modo que la hipotética sustancia que transmitía el estímulo pudiera difundir hacia el agar. Después de aproximadamente 1 hora, sacó el ápice del copleóptilo del agar y cortó el agar en pequeños bloques. Luego, colocó cada bloque sobre el borde de una plántula cortada como se ve en la figura, que había sido mantenida en la oscuridad. La plántula se curvó hacia el lado contrario a aquel en el cual había sido colocado el bloque de agar. La curvatura es el resultado de la influencia de un estímulo, la auxina, que se desplaza desde el bloque hacia la zona subapical donde promueve el alargamiento celular. Los bloques de agar que no habían estado previamente en contacto con el ápice de un coleóptilo iluminado no produjeron ninguna curvatura o sólo lo hicieron levemente hacia el lado en el que se había colocado el bloque. Los bloques de agar que se habían colocado sobre un corte de coleóptilo realizado más abajo no produjeron efecto fisiológico. Went interpretó los resultados de sus experimentos como la demostración de que el ápice del coleóptilo ejercía sus efectos por medio de un estímulo químico y no por un estímulo físico como, por ejemplo, un impulso eléctrico. Este estímulo químico fue denominado auxina, vocablo acuñado por Went a partir de la palabra griega auxein que significa "incrementar". La auxina fue una de las primeras hormonas vegetales descubiertas.Se sabe ahora que el fototropismo resulta del hecho de que, bajo la influencia de la luz, una hormona, la auxina migra del lado iluminado al lado oscuro del ápice caulinar. Las células del lado oscuro, que contienen más auxina, se alargan más rápidamente que las del lado iluminado, haciendo que la planta se curve hacia la luz. Esta respuesta otorga, a las plantas jóvenes, un alto valor de supervivencia. Sólo la luz azul -o sea la luz de menos de 500 nanómetros de longitud de onda- resulta efectiva.

Hormonas y la regulación del crecimiento vegetal

Las hormonas integran el crecimiento, desarrollo y actividades metabólicas en los distintos tejidos de una planta y son típicamente activas en cantidades muy pequeñas.

Las hormonas se consideran reguladores químicos. La respuesta a un "mensaje" regulador determinado depende no sólo de sus características (o sea de su estructura química) sino también de la identidad del tejido específico u órgano blanco sobre el que actúa y de cuándo y cómo se recibe.Además, la respuesta a cualquier hormona dada es influida por una variedad de otros factores del ambiente interno del organismo, entre los cuales cabe destacar el efecto conjunto de otras hormonas.

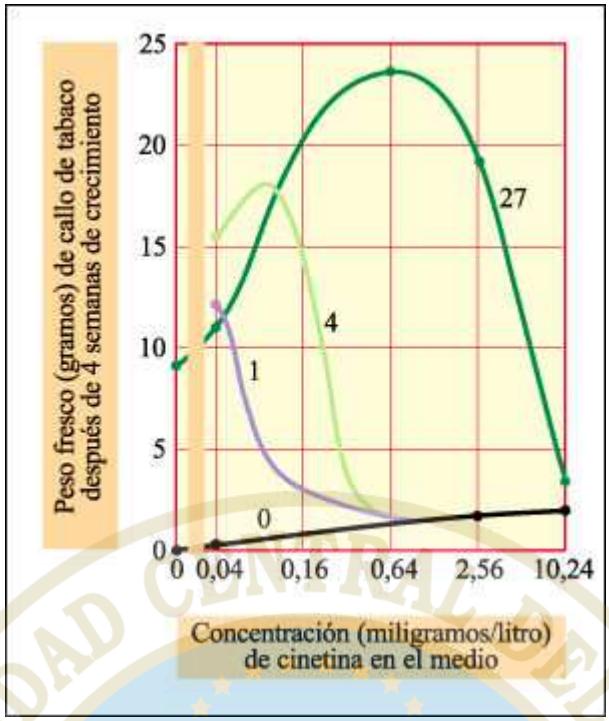
Se conocen cinco tipos principales de hormonas vegetales, o reguladores del crecimiento: las auxinas, las citocininas, el etileno, el ácido abscísico y las giberelinas. La evidencia reciente sugiere que otros compuestos también funcionan como hormonas vegetales.

Las auxinas -ácido indolacético o AIA- son producidas principalmente en tejidos que se dividen rápidamente, como los meristemas apicales.

Participan en muchas respuestas de las plantas, de las cuales la respuesta fototrópica es solo un ejemplo.

Las auxinas provocan el alargamiento del vástago, promoviendo principalmente el alargamiento celular. En conjunción con la citocinina y el etileno, las auxinas parecen intervenir en la dominancia apical, en la cual se inhibe el crecimiento de las yemas axilares, restringiendo así el crecimiento al ápice de la planta. En concentraciones bajas, las auxinas promueven el crecimiento de las raíces secundarias y de las raíces adventicias. En concentraciones más altas, inhiben el crecimiento del sistema principal de raíces. En los frutos en desarrollo, las auxinas producidas por las semillas estimulan el crecimiento de la pared del ovario. La producción disminuida de auxinas se correlaciona con la abscisión de frutos y hojas. La capacidad de las auxinas para producir estos variados efectos parece resultar de las diferentes respuestas de los distintos tejidos "blanco" y de la presencia de otros factores, incluyendo otras hormonas.

La citocininas promueven la división celular. Alterando las concentraciones relativas de auxinas y citocininas, es posible cambiar los patrones de crecimiento de un tejido vegetal indiferenciado.

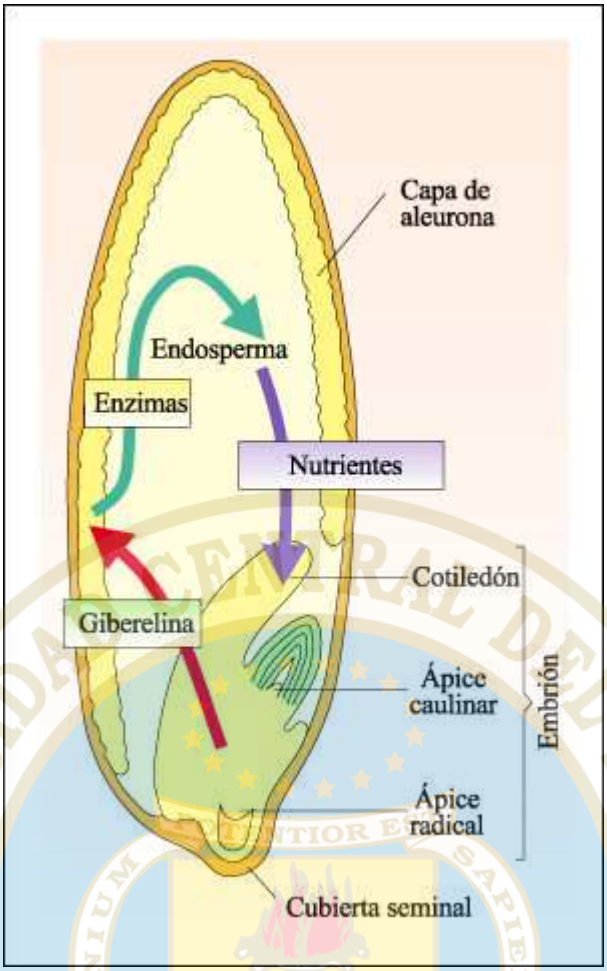


La respuesta de las células de tabaco en cultivo de tejido a combinaciones de auxina (AIA) y citocinina (cinetina). Las concentraciones de AIA (en miligramos por litro) se indican en las curvas.

La cinetina sola tiene poco efecto en el crecimiento del tejido indiferenciado de tabaco (un callo). El AIA sólo hace que el cultivo crezca hasta un peso de aproximadamente 10 gramos, independientemente de la concentración usada. Cuando ambas hormonas están presentes, el crecimiento se incrementa en gran medida. Nótese, sin embargo, que cuando se exceden las concentraciones óptimas, la tasa de crecimiento declina.

El etileno es un gas producido por los frutos durante el proceso de maduración, proceso que ese mismo gas promueve. Desempeña un papel central en la abscisión de las hojas y se piensa que es un efector de la dominancia apical. El ácido abscísico, una hormona inhibidora del crecimiento, puede estar involucrado en la inducción de la dormición en las yemas vegetativas y en el mantenimiento de la dormición de las semillas.

Las giberelinas estimulan el alargamiento del vástago, inducen el repentino crecimiento y floración de muchas plantas y también están implicadas en el crecimiento del embrión y de la plántula. En las gramíneas estimulan la producción de enzimas hidrolíticas que actúan sobre el almidón almacenado, los lípidos y las proteínas del endosperma, convirtiéndolos en azúcares, ácidos grasos y aminoácidos que nutren a la plántula.



La acción de la giberelina en una semilla de cebada.

El embrión libera giberelina que difunde hacia la capa aleurónica. La giberelina hace que las células de aleurona sinteticen enzimas que digieren las reservas alimenticias del endosperma convirtiéndolas en moléculas más pequeñas. Estas moléculas son transportadas a las regiones del embrión en crecimiento.

Hormonas de las plantas y sus efectos

Hormona	Fenómenos en los que participa
Auxina	Estimula el alargamiento celular; interviene en el fototropismo, geotropismo, dominancia apical y diferen inhibe la abscisión antes de formarse la capa de abscisión; estimula la síntesis de etileno; estimula el d induce la formación de raíces adventicias en los esquejes
Citocinina	Estimula la división celular; revierte la dominancia apical; interviene en el crecimiento del vástago y el de demora la senescencia de las hojas
Etileno	Estimula la maduración del fruto, la senescencia de las hojas y flores y la abscisión; puede ser efector apical
Giberelina	Estimula el alargamiento del vástago; estimula el crecimiento desmandado y la floración en las plantas producción de enzimas hidrolíticas en los granos
Ácido abscísico	Estimula el cierre de los estomas; puede ser necesario para la abscisión y la dormición en ciertas espe

Geotropismo

El fototropismo otorga un alto valor de supervivencia a una planta joven. Otra respuesta con un alto valor de supervivencia es la capacidad de responder a la gravedad, enderezándose, de modo que el vástago crece hacia arriba y las raíces no estáhacia abajo. Esta respuesta es conocida como geotropismo; al igual que el fototropismo, se cree que el geotropismo involucra a las auxinas.

Este proceso, el geotropismo, implica cuatro pasos secuenciales: la percepción de la gravedad, la producción de señales en células sensoras de la gravedad, la transducción de señales tanto dentro de células sensoras como entre células y, finalmente, la respuesta. Una cuestión central se vincula con el modo en que se detecta la influencia de la gravedad: ¿cómo "sabe" una plántula si está en posición horizontal?

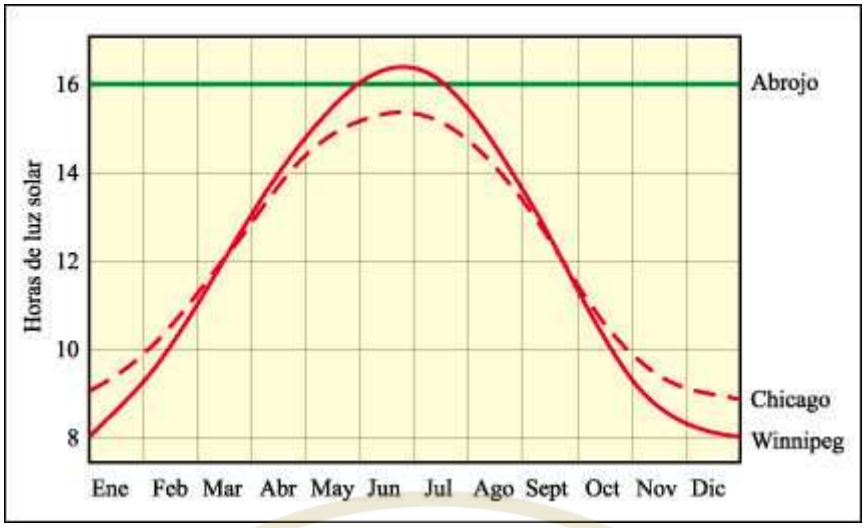
Las hormonas y los iones son solubles por lo que la gravedad misma no debería tener efecto sobre su distribución. De acuerdo con una hipótesis vigente, la gravedad es percibida por organelas especializadas conocidas como estatolitos. Se demostró que los estatolitos se corresponden con los amiloplastos. La acumulación de almidón en tales estructuras es necesaria en este proceso. Cuando una raíz crece en forma vertical, los amiloplastos se reúnen cerca de las paredes inferiores de las células centrales.

Sin embargo, si la raíz se coloca en posición horizontal, los amiloplastos se deslizan hacia abajo y se disponen cerca de las que previamente eran paredes orientadas en forma vertical. A los pocos minutos, la raíz comienza a curvarse hacia abajo y los amiloplastos retornan gradualmente a su posición original.

Fotoperiodicidad

Las plantas son capaces de acomodarse a los cambios estacionales en virtud de su capacidad de anticipar el calendario anual de los acontecimientos: la primera helada, las lluvias de primavera, los largos períodos de sequía, los largos períodos de crecimiento, y hasta la época en que florecen las plantas vecinas de la misma especie. Para muchas plantas, todas estas determinaciones se hacen de la misma manera: "midiendo" los períodos relativos de luz y oscuridad. Este fenómeno se conoce como fotoperiodicidad.

Algunas plantas, conocidas como plantas de días largos, florecerán sólo cuando los períodos de luz excedan una longitud crítica. Otras plantas, las de días cortos, florecerán sólo cuando los períodos de oscuridad sean mayores que cierto tiempo crítico. Las plantas neutras dan flores independientemente del fotoperíodo. Los experimentos han mostrado que el período de oscuridad, y no el período de luz, es el factor crítico.



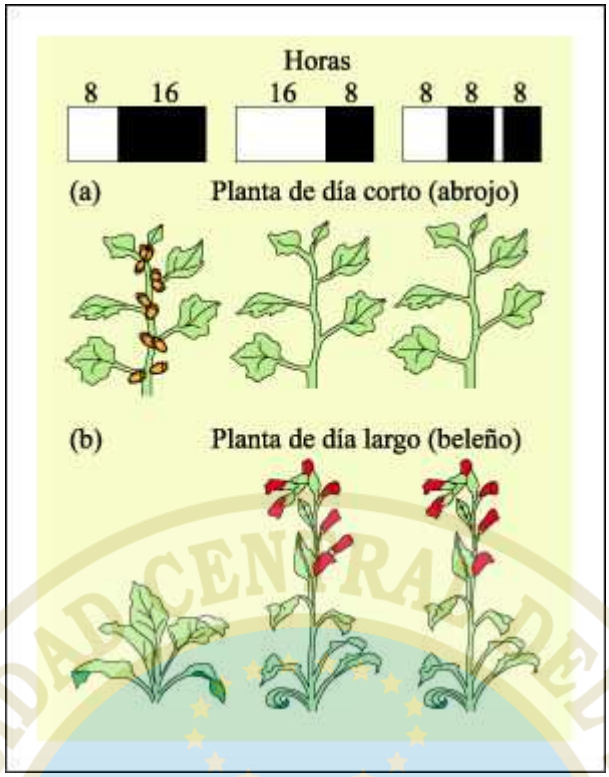
La longitud relativa del día y de la noche determinan cuándo florecerán muchas plantas.

Las dos curvas de la figura anterior muestran el cambio anual de la longitud del día en dos ciudades de América del Norte, ubicadas a diferentes latitudes (recuérdese que, en el hemisferio norte, los meses de junio, julio y agosto corresponden al verano). La línea verde indica el fotoperíodo que resulta eficaz para el abrojo, que requiere menos de 16 horas de luz para florecer. En Chicago, el abrojo puede florecer al finalizar el mes de julio, cuando las plantas ya son adultas pero, en Winnipeg, las yemas florales no aparecen hasta los primeros días de agosto de modo que, habitualmente, la helada mata a las plantas antes de que maduren las semillas



Una planta de abrojo.

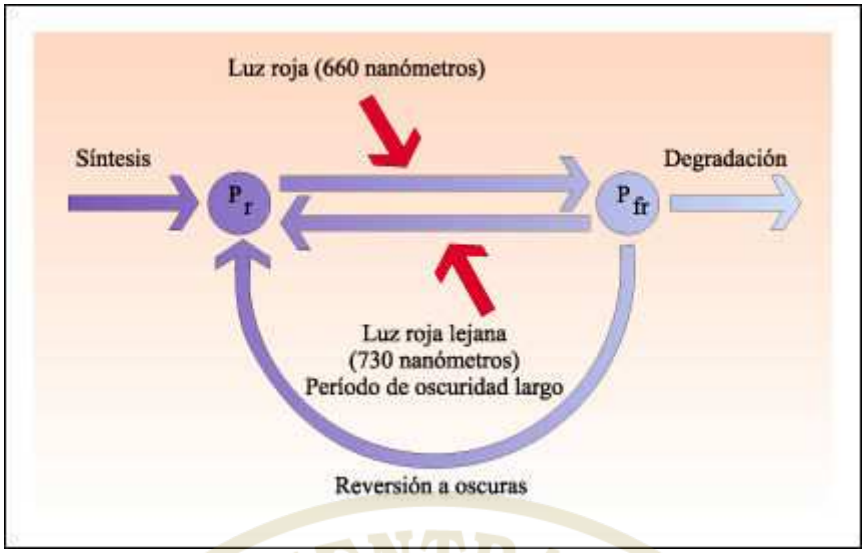
El abrojo, una planta de día corto que puede soportar toda clase de inclemencias ambientales, ha sido importante para estudios experimentales de fotoperiodicidad. Cada receptáculo espinoso es una inflorescencia con dos flores.



Experimentos de fotoperiodicidad.

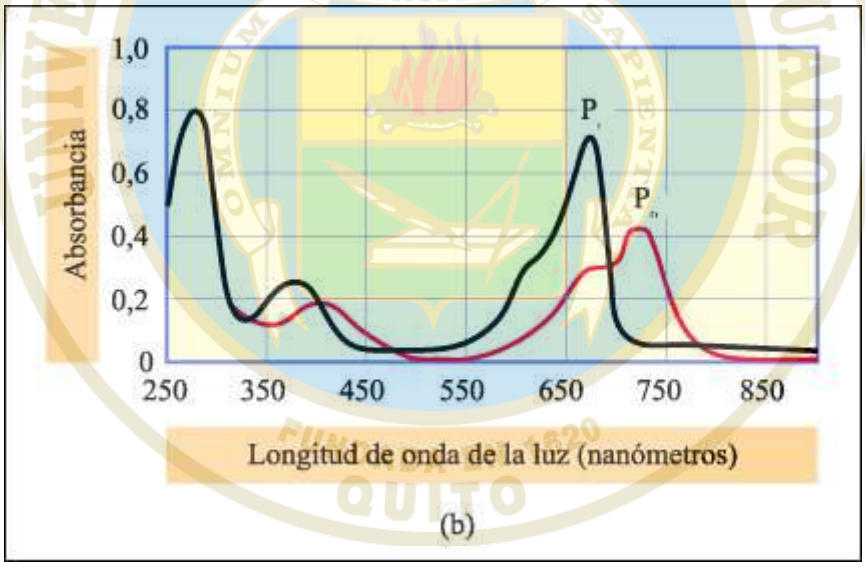
Los experimentos de fotoperiodicidad mostraron que las plantas miden la longitud del período de oscuridad y no del de luz. a) Las plantas de día corto florecen sólo cuando el período de oscuridad excede cierto valor crítico. Así, el abrojo, por ejemplo, florece con 8 horas de luz y 16 horas de oscuridad. Si el período de 16 horas de oscuridad es interrumpido, aunque sea brevemente, como se muestra a la derecha, la planta no florece. b) La planta de día largo, por otra parte, que no florece con 16 horas de oscuridad, lo hace si el período de oscuridad se interrumpe. Las plantas de día largo florecen sólo cuando el período de oscuridad es menor que cierto valor crítico.

El fitocromo, un pigmento presente comúnmente en pequeñas cantidades en los tejidos de las plantas, es uno de los sistemas receptores que detectan las transiciones entre la luz y la oscuridad. El pigmento existe en dos formas, Pr y Pfr. Pr absorbe luz roja, mientras que Pfr absorbe luz roja-lejana. Pfr es la forma biológicamente activa del pigmento; entre sus muchos efectos conocidos, promueve la floración en las plantas de días largos, inhibe la floración en las plantas de días cortos, promueve la germinación en las semillas pequeñas de plantas como la lechuga, e interviene en numerosos procesos de los vegetales.



Interconversión de las dos formas del fitocromo.

Los fitocromos son sintetizados en la forma Pr. Pr cambia a Pfr cuando se lo expone a luz roja. Pfr es la forma activa que induce la respuesta biológica. Pfr revierte a Pr cuando se lo expone a la luz roja lejana (730nm). En la oscuridad, Pfr lentamente revierte a Pr o es degradado.



Espectros de absorción de las dos formas del fitocromo.

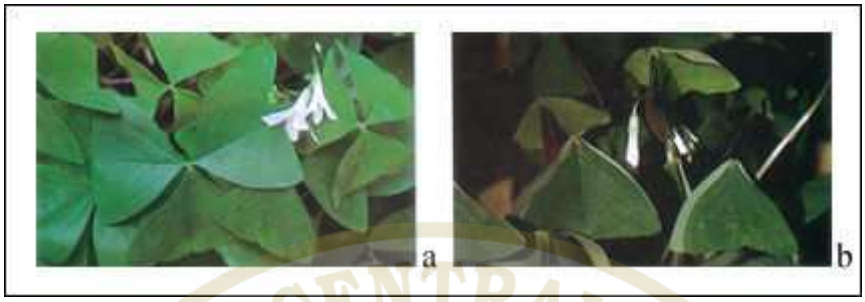
Las similitudes entre los espectros de acción de las respuestas biológicas y los espectros de absorción de los pigmentos suministraron importante evidencia de que el fitocromo es el pigmento responsable de las respuestas.

Ritmos circadianos y relojes biológicos

¿Cómo puede una planta de espinaca distinguir un día de 14 horas de un día de 13,5 horas? La medición del fotoperíodo requiere, por un lado, de fotorreceptores que permitan distinguir el día de la noche y, por otro lado, de un mecanismo que mida las horas de oscuridad. En cuanto a los fotorreceptores, se sabe que tanto los

fitocromos como los criptocromos están involucrados. El tema pendiente es, ¿cómo miden las plantas la duración del período de oscuridad?

Esta pregunta nos lleva a otro grupo de fenómenos fácilmente observables. Algunas especies de plantas tienen flores que se abren por la mañana y se cierran al atardecer. Otras extienden sus hojas a la luz del Sol y las pliegan hacia el tallo durante la noche.



Hojas de una planta de vinagrillo (oxalis), durante el día a) y la noche b).

Una hipótesis reciente, pero aún sin pruebas, es que los "movimientos de sueño" evitan que las hojas absorban la luz que refleja la luna en las noches muy claras, protegiendo los fenómenos fotoperiódicos.

Estos movimientos diurnos continúan aunque las plantas se mantengan en condiciones lumínicas constantes. Actividades menos evidentes, tales como la fotosíntesis, la producción de auxinas y la tasa de inhibición celular, también tienen ritmos diarios. Los ritmos que continúan con un período cercano a 24 horas aun cuando todas las condiciones del ambiente se mantengan constantes se llaman ritmos circadianos y se han encontrado en todos los organismos eucarióticos y en algunos procarióticos.

Si bien la persistencia de los ritmos circadianos bajo condiciones lumínicas constantes sugiere que son generados por un oscilador endógeno, durante varios años, los biólogos debatieron acerca de si estos ritmos podrían estar determinados por alguna fuerza ambiental poco perceptible, como los rayos cósmicos, el campo magnético o la rotación de la Tierra.

Virtualmente, todos los biólogos están de acuerdo ahora en que los ritmos circadianos son endógenos, o sea, se originan dentro del propio organismo y son controlados por lo que se conoce como reloj biológico. La evidencia que apoya la idea del reloj biológico interno es que, en condiciones ambientales constantes, los ritmos circadianos tienen períodos que no son de 24 horas exactas. Diferentes especies y diferentes individuos de la misma especie suelen tener ritmos ligeramente diferentes, pero constantes, a menudo de hasta una o dos horas más largos o más cortos que 24 horas.

Dado que el período endógeno de los ritmos no es exactamente igual a 24 horas, en condiciones naturales los relojes deben ser diariamente ajustados o sincronizados por el ambiente. Los factores más importantes en la sincronización de los relojes son las transiciones luz/oscuridad que ocurren al atardecer y al amanecer. Actualmente se sabe que tanto los fitocromos como los criptocromos son responsables de la sincronización por luz de los relojes de las plantas.

En los últimos años se han acumulado evidencias de que el reloj está constituido por proteínas que regulan negativamente la expresión de sus propios genes, constituyendo una retroalimentación negativa de 24 horas de duración.
Los relojes biológicos desempeñan un papel importante en muchos aspectos de la fisiología vegetal y animal, sincronizando acontecimientos internos y externos.

Respuestas táctiles

El enrollamiento es causado por las velocidades de crecimiento variables en los diferentes lados del zarcillo. Este proceso, llamado circumnutación, incrementa las posibilidades de que los zarcillos encuentren un soporte. Cuando el ápice de un zarcillo toca cualquier objeto, responde al tacto formando una espiral apretada. Las células que tocan el soporte se contraen ligeramente y las del lado externo se alargan. Las células epidérmicas especializadas de los zarcillos son los sensores al tacto, pero el mecanismo por el cual estas células inducen el enrollamiento se desconoce.

La evidencia actual indica que probablemente intervengan las auxinas y el etileno; estas hormonas hacen que los zarcillos cortados se tuerzan aun en ausencia de tacto.

Muchas plantas responden al tacto, entre ellas, los zarcillos.

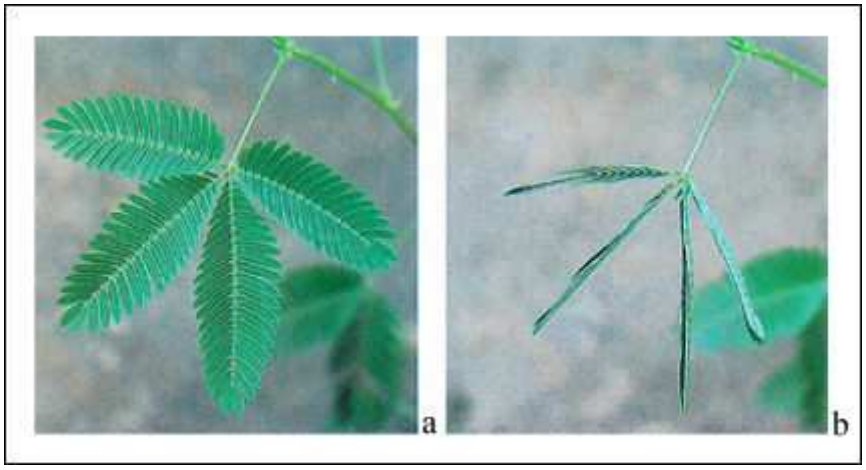
UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO



Zarcillos de una planta cucurbitácea (Cucumis anguria).

Ciertos estudios han mostrado que los zarcillos pueden almacenar la "memoria" de la estimulación táctil. Por ejemplo, si los zarcillos del guisante se mantienen en la oscuridad durante tres días y luego se golpean, no se enroscan, tal vez porque requieren ATP. Sin embargo, si se los ilumina a las dos horas después de tocarlos, muestran la respuesta de enrollamiento.

Una respuesta más rápida al tacto ocurre en la planta sensible Mimosa pudica. Unos pocos segundos después de que se toca una hoja, el pecíolo se dobla y los folíolos se pliegan. Esta respuesta es el resultado de un cambio súbito en la turgencia de las "células motoras" especializadas presentes en los engrosamientos articulados llamados pulvinos, los que -a su vez- se encuentran en la base de los folíolos y de las hojas. Estas mismas células intervienen en los "movimientos de sueño", que también ocurren en Mimosa. Dependiendo de qué planta se trate y de la intensidad del estímulo, pueden ser afectadas una sola o todas las hojas de la planta.



Planta de sensitiva (Mimosa pudica).

a. Posición normal de las hojas y los folíolos.
b. Respuesta al tacto. Se ha supuesto que estas reacciones pueden evitar el marchitamiento (cuando ocurren en respuesta a vientos fuertes), espantar insectos o desalentar a herbívoros más grandes.

El colapso de los folíolos es causado por cambios rápidos de turgencia en las células de los pecíolos. Estos cambios están acompañados por la secreción de taninos. Los taninos tienen un sabor astringente y repelen a los herbívoros.

Una serie de reacciones parecen estar involucradas en la transmisión del estímulo. El estímulo sensorial aparentemente se traduce rápidamente a una señal eléctrica, semejante a un impulso nervioso en los animales, que pasa a lo largo del pecíolo y que puede ser detectado colocando microelectrodos en la planta. La señal eléctrica, a su vez, desencadena una señal química que hace que la membrana celular de las células motoras se vuelva más permeable a los iones potasio (K^+) y cloruro (Cl^-). El movimiento de estos iones hacia afuera de las células motoras hace que el agua deje las células por diferencia de potencial hídrico. Como resultado de esta pérdida de agua, las células motoras se colapsan, causando, por lo tanto, un movimiento de la hoja o del folíolo.

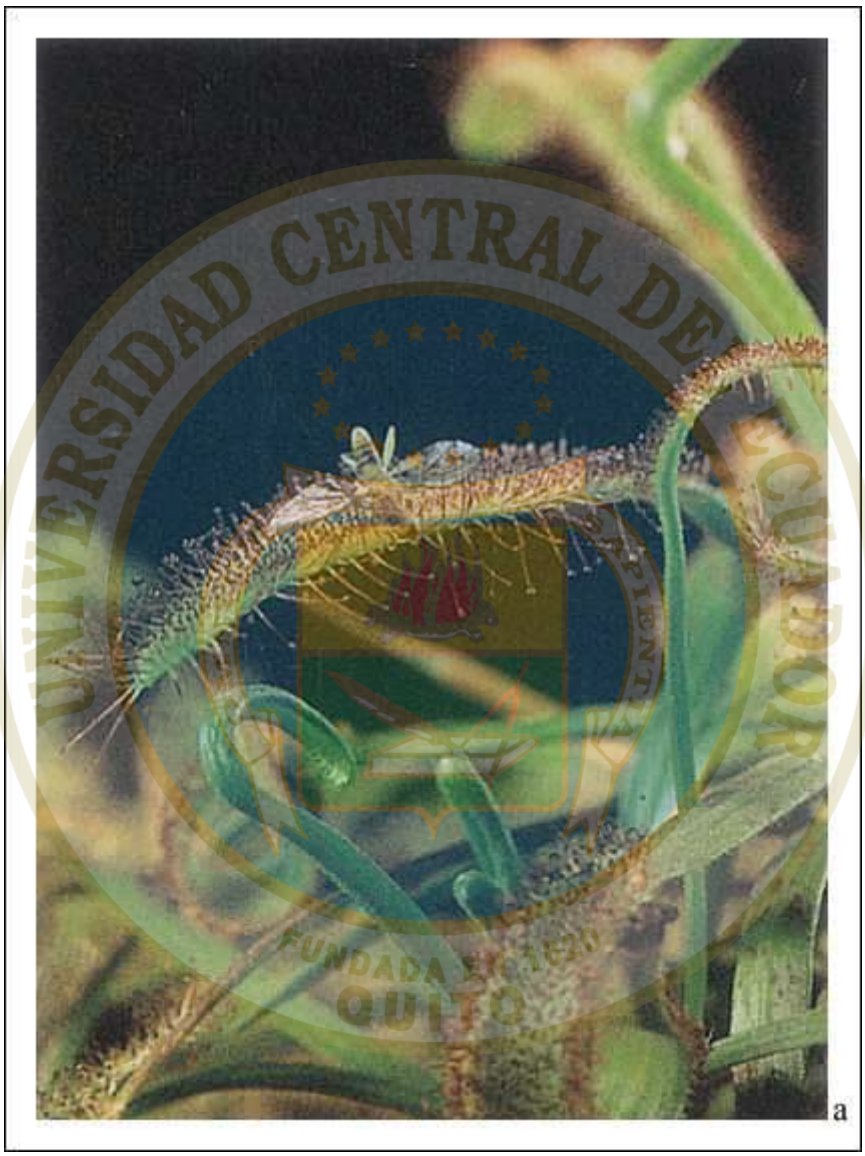
Las respuestas rápidas al tacto ocurren también en la captura de presas por parte de las plantas carnívoras: las atrapamoscas dionea y drosera. Las hojas de la dionea tienen dos lóbulos articulados, cada uno de los cuales está equipado con tres pelos sensoriales. Cuando un insecto se posa sobre una hoja, se frota contra los pelos, generando un impulso eléctrico que provoca el cierre de la hoja. Los bordes dentados se cierran como una trampa para osos, haciéndolo en menos de medio segundo. Una vez que el insecto es atrapado, las mitades de la hoja gradualmente se acercan una a otra y el animal capturado es presionado contra las glándulas que secretan enzimas digestivas, situadas en la superficie interna de la trampa.

El impulso eléctrico generado cuando el insecto se fricciona contra los pelos gatillo activa una enzima que, usando el ATP para obtener energía, bombea iones H^+ hacia las paredes de las células epidérmicas que se encuentran en la superficie externa de la bisagra de la trampa.

La expansión celular rápida e irreversible que resulta de la acidificación de las paredes celulares cierra la trampa. La magnitud en que la salida de iones H^+ afecta

los flujos de entrada y salida de otros iones podría ser -sin embargo- la que determine tal expansión. Durante este proceso, las células de la superficie interna de la "bisagra" siguen creciendo a su velocidad lenta habitual; aproximadamente 10 horas después, su crecimiento supera el crecimiento de las células de la superficie externa, y la trampa se abre. Como resultado de ambos procesos de crecimiento, la hoja es ligeramente más grande que antes de cerrarse.

Ciertos estudios han mostrado que un impulso eléctrico también interviene en el mecanismo por el cual la drosera atrapa insectos.



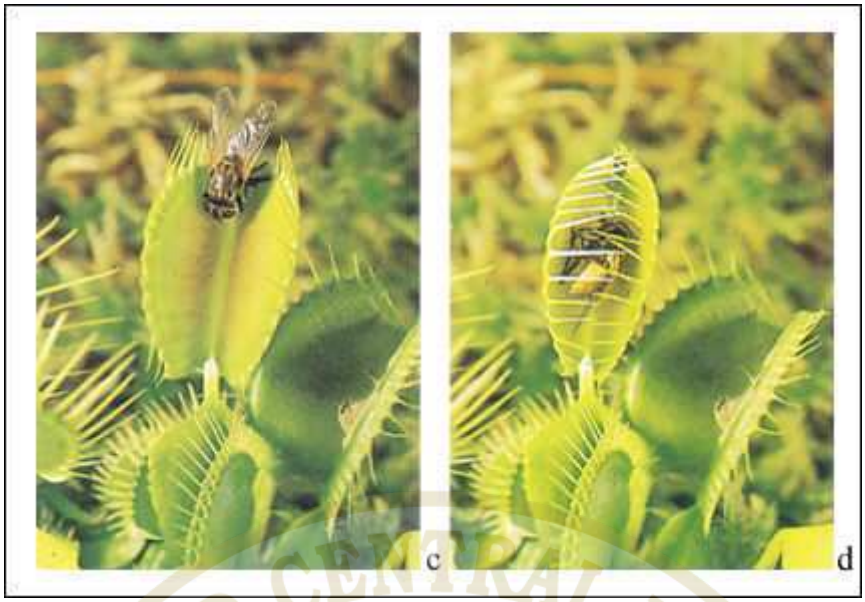
La atrapamoscas Drosera.

La atrapamoscas Drosera es una planta diminuta que mide sólo entre 2 y 5 centímetros de ancho y tiene tentáculos en forma de garrote en la superficie superior de las hojas. Estos tentáculos secretan un líquido pegajoso que atrae a los insectos. Cuando un tentáculo captura a un insecto, los otros tentáculos se curvan hacia él hasta que el insecto se ahoga. Los tentáculos también secretan enzimas digestivas.



Los nepentes.

Los nepentes son plantas que atraen a los insectos hacia sus hojas tubulares por medio del néctar. Siguiendo al néctar desde el borde de la hoja, el insecto se encuentra con una alfombra de pelos transparentes y finos. Cuando el sendero de néctar finaliza y el insecto quiere rehacer el camino, se topa con las puntas de estos delgados pelos que apuntan hacia abajo y bloquean el camino. Si se mueve hacia el interior, se encuentra en una superficie cérea y resbalosa en la que patina terminando por caer en un caldo maloliente, mezcla de agua de lluvia, enzimas digestivas y bacterias en descomposición, situado en la base.



Otra atrapamoscas, la dionea.

Además de las respuestas especializadas de algunas plantas, el tacto y otros estímulos mecánicos también pueden tener efectos amplios en los patrones de crecimiento. Las plantas, en su ambiente natural están, por supuesto, sujetas a estímulos de este tipo en forma de viento, gotas de lluvia y movimiento de los animales que pasan.

La dionea tiene hojas que se cierran alrededor de cualquier insecto que se mueva sobre su superficie. El cierre de las hojas ocurre un insecto toca uno o dos de los tres "pelos gatillo" que se encuentran en la parte media de cada lóbulo foliar. La dieta habitual de la dionea en estado natural consiste usualmente en invertebrados no voladores

Comunicación química entre las plantas

Las plantas pueden liberar sustancias volátiles con las que "se comunican" con otros individuos de la misma especie, generando en ellos la síntesis de los productos químicos defensivos antes de que ocurra algún daño real.

En algunas especies, la producción de compuestos tóxicos se inicia o se incrementa en respuesta al daño infligido a la planta por herbívoros tales como insectos masticadores o grandes animales. Las concentraciones más elevadas de estas sustancias detienen la depredación ulterior y, por lo tanto, protegen a la planta de un daño aun mas grave.

Estudios recientes han mostrado que las plantas hacen algo más que protegerse a sí mismas: aparentemente también "previenen" a las plantas vecinas de la misma especie para que movilicen sus defensas antes del ataque.

Sección 7. Biología de los animales

El reino animal está constituido por una vasta serie de organismos, que incluyen desde formas microscópicas hasta criaturas multicelulares extremadamente organizadas. La anatomía y fisiología de estos organismos varía considerablemente, aunque algunos principios básicos son comunes a todos ellos. Consideraremos con detalle los principios de la anatomía y fisiología de los vertebrados, usando al Homo sapiens como organismo representativo.

Por una parte, estudiaremos la estructura y función de los tejidos, órganos y sistemas de los vertebrados ya que constituyen la base para entender su funcionamiento conjunto. Analizaremos estos y otros conceptos relacionados en el capítulo 39.

El cuerpo de un animal requiere de energía y de materiales de construcción que permitan mantener su estructura y desarrollar sus funciones de homeostasis. La reserva de energía y materiales se obtiene a través de la ingestión de alimentos. Pero los animales sólo pueden aprovechar estos alimentos si son digeridos a sus componentes moleculares. La digestión es la fragmentación de los materiales alimenticios ingeridos en moléculas que pueden ser utilizadas por las células individuales. Estas moléculas participan en una diversidad de funciones. Examinaremos las características de los principales sistemas digestivos, centrándonos en el del animal vertebrado, en el capítulo 40.

Las moléculas de alimento obtenidas en el proceso de digestión alcanzan, de un modo u otro, las distintas células del organismo. Las células oxidan estas moléculas carbonadas y obtienen energía en un proceso que libera dióxido de carbono y, para máximos rendimientos energéticos, requiere oxígeno. La respiración -o ventilación- es el medio por el cual un animal obtiene oxígeno para la respiración celular y libera el dióxido de carbono. Analizaremos los principales aspectos del proceso de ventilación en el capítulo 41.

A medida que aparecieron animales más complejos y de mayor tamaño, incrementaron también las necesidades energéticas para su mantenimiento y desarrollo. En el transcurso del proceso evolutivo aparecieron órganos especializados en la captación de oxígeno -branquias y pulmones- y un tejido conectivo fluido -en los vertebrados, la sangre- capaz de transportarlo hasta las células. Existen diversos sistemas por los cuales la sangre y la linfa son transportados en el cuerpo de un vertebrado. Analizaremos la estructura y el funcionamiento de estos sistemas en el capítulo 42.

Una de las ventajas de la multicelularidad es el aumento de la capacidad homeostática. Una gran variedad de procesos contribuyen a la homeostasis: la regulación de los niveles de azúcar en sangre, la absorción y distribución de oxígeno a las células y la eliminación del dióxido de carbono del cuerpo. Examinaremos la regulación de la composición química de los fluidos corporales en el capítulo 43.

Los procesos fisiológicos dependen de una multitud de reacciones bioquímicas, todas virtualmente controladas por enzimas. Estas biomoléculas a su vez, dependen de la temperatura. Muchos animales eligen sus hábitat de acuerdo a las temperaturas que éstos ofrecen. Otros, a través de sus propios procesos fisiológicos, crean un ambiente interno adecuado para un normal funcionamiento de sus sistemas enzimáticos. Existen muchos mecanismos por los cuales los animales

regulan la temperatura de su cuerpo. Relevaremos estos mecanismos en el capítulo 44.

La mayoría de los animales tienen la capacidad de distinguir entre lo propio y lo no propio. Todo ser vivo está rodeado por microorganismos potencialmente dañinos. Muchos de estos microorganismos no sólo son capaces de destruir células individuales, sino también de alterar procesos de los cuales depende la vida de otros organismos. Así, la defensa contra estos microorganismos es un aspecto esencial de la homeostasis. En el reino animal, encontramos una gran variedad de defensas que permiten excluir a potenciales invasores de un organismo o eliminarlos si han logrado ganar acceso. Trataremos estos sistemas de defensa en el capítulo 45.

El mantenimiento de la homeostasis animal implica también la regulación de diferentes actividades fisiológicas, lo que se realiza a través de diferentes modos de señalización. Cuando las distancias son cortas, las moléculas de señalización se mueven por difusión desde donde son producidas hasta las células blanco. Cuando las células blanco se encuentran a distancia, las moléculas señalizadoras -hormonas- son transportadas por la sangre. La integración y control del cuerpo de un animal depende de las características y funciones del sistema endocrino. Analizaremos la diversidad de los sistemas endocrinos y su funcionamiento en el capítulo 46.

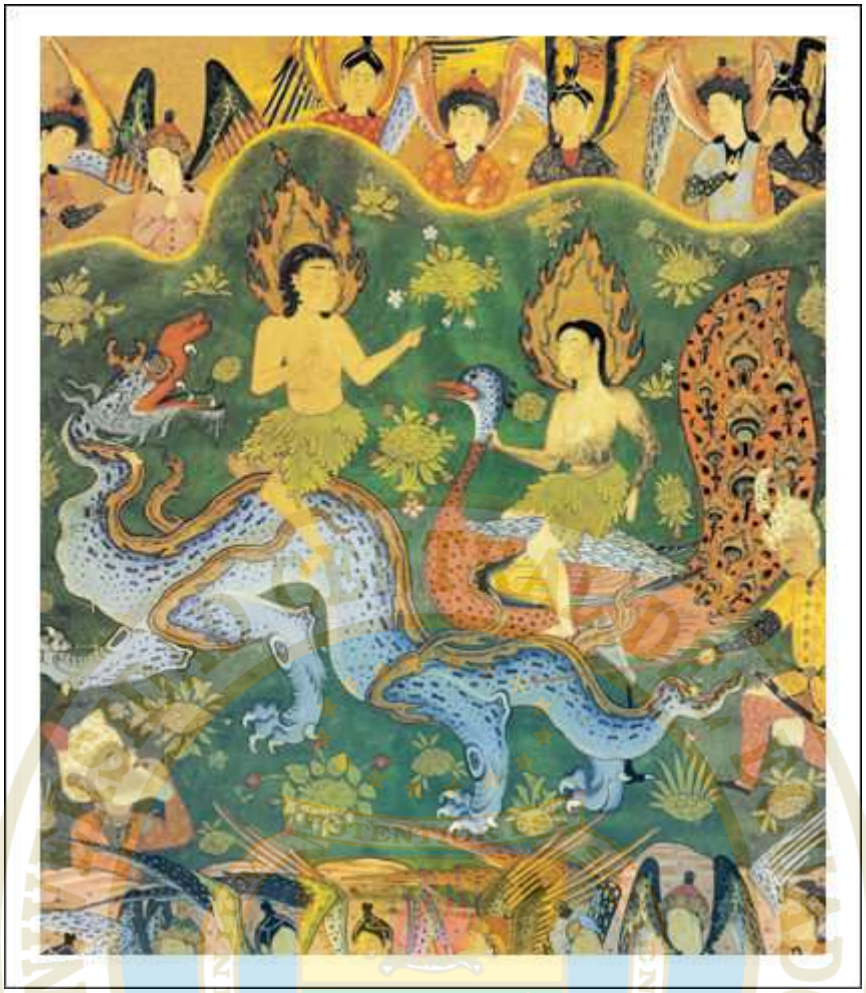
Un canal de comunicación más rápido y directo lo suministran las neuronas que conducen información a grandes distancias y que constituyen el sistema nervioso, que aporta junto con el sistema endocrino, una red de integración de información. El funcionamiento del sistema nervioso y los mecanismos por los cuales la información se transmite depende de su organización. Centraremos nuestra atención en la organización y funcionamiento de estos sistemas en el capítulo 47.

La percepción sensorial, particularmente del ambiente externo, es fundamental para la ulterior respuesta motora. De esta respuesta depende la supervivencia de los organismos. Analizaremos la variedad de sistemas sensoriales en el capítulo 48.

Una de las mayores adquisiciones evolutivas de los vertebrados es el cerebro. Consideraremos la estructura y función del cerebro de los vertebrados en el capítulo 49.

La formación de un nuevo individuo es un intrincado proceso que comienza con la unión de un óvulo y un espermatozoide y continúa con el complejo proceso de desarrollo. Analizaremos de qué manera los individuos se desarrollan y se transforman en seres semejantes a sus padres en el capítulo 50.

Una de las preguntas más interesantes de la biología es de qué manera las estructuras complejas del embrión, y posteriormente del animal adulto, se desarrollan a partir de una célula única, la célula huevo, aparentemente simple. En el capítulo 51, consideraremos las etapas del desarrollo embrionario en tres organismos representativos y una vez establecidos los principios generales y las vías globales del desarrollo, focalizaremos la atención en el óvulo humano fecundado.



El cuarto Blanco - Biblioteca Web

Capítulo 39. Tejidos, órganos y sistemas de los vertebrados

En este capítulo, consideraremos los principios que rigen la anatomía y fisiología de los vertebrados. Usaremos al Homo sapiens como organismo representativo.

Los vertebrados, incluido el Homo sapiens, presentan una serie de características distintivas. Entre ellas, un endoesqueleto óseo articulado -incluidos un cráneo y una columna vertebral que contienen el sistema nervioso central - y un celoma dividido

por el diafragma en dos compartimientos principales: la cavidad abdominal y la cavidad torácica.

Las células del cuerpo de los vertebrados están organizadas en tejidos, grupos de células que desempeñan una misma función. Los cuatro tipos principales de tejidos que constituyen el cuerpo de los vertebrados son: el tejido epitelial, el conectivo, el muscular y el nervioso.

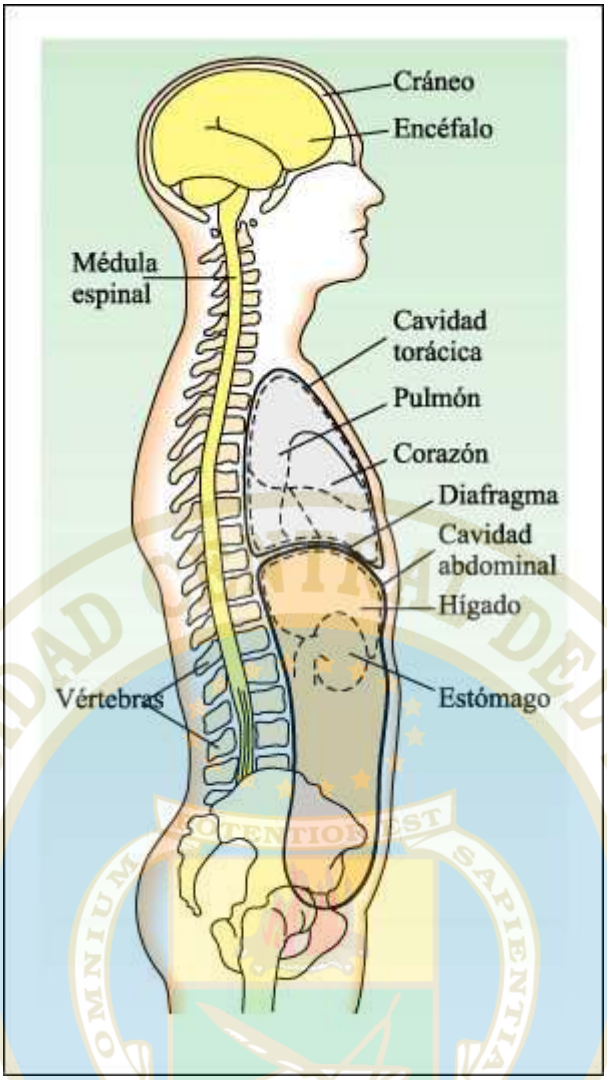
Diferentes tipos de tejidos, unidos estructuralmente y coordinados en sus actividades, forman órganos los que, a su vez, trabajan juntos en forma integrada y constituyen el nivel de los sistemas de órganos. Bajo este tipo de jerarquía interactiva se halla uno de los principios más profundos de la biología. La estructura y los procesos reguladores de los organismos más complejos son de forma tal que las partes sirven al todo y el todo a las partes.

Hay cuatro funciones esenciales que permiten la continuidad de la vida de un animal multicelular. La obtención de alimento que debe ser obtenido y procesado de modo de producir moléculas que puedan ser utilizadas por las células individuales; el mantenimiento de un cierto nivel de homeostasis en el ambiente interno; la coordinación de las contracciones de los músculos esqueléticos en respuesta a cambios en los ambientes interno y externo y la reproducción.

Características del homo sapiens

El ser humano es un vertebrado y, como tal, tiene un endoesqueleto óseo, articulado, que soporta al cuerpo y crece juntamente con él. El cordón nervioso dorsal (la espina dorsal) está rodeado por segmentos óseos -las vértebras-, y el cerebro está encerrado dentro de una caja protectora, el cráneo.

Como en otros vertebrados -y en la mayoría de los invertebrados también- el cuerpo humano contiene un celoma -una cavidad que se forma dentro del mesodermo del embrión durante su desarrollo-. En los humanos y en otros mamíferos, el celoma está dividido en compartimientos, de los cuales los dos más grandes son la cavidad torácica y la cavidad abdominal



Los humanos, al igual que otros vertebrados, se caracterizan por un sistema nervioso central dorsal contenido en las vértebras y en el cráneo.

Estas cavidades están separadas por un músculo con forma de bóveda: el diafragma. La cavidad torácica contiene el corazón, los pulmones y el esófago (la porción superior del tubo digestivo). La cavidad abdominal contiene un gran número de órganos, incluidos el estómago, los intestinos y el hígado.

Los seres humanos somos, por supuesto, mamíferos. Una de las características más sobresalientes de los mamíferos es que son endotérmicos es decir, generan calor internamente y así mantienen una temperatura corporal alta y relativamente constante.

Los mamíferos tienen otras características importantes. Tienen pelo o piel en lugar de escamas o plumas, y también sistemas altamente desarrollados por medio de los cuales pueden recibir y procesar la información que reciben del ambiente y reaccionar frente a ella. Todos los mamíferos (excepto los monotremas) dan a luz a sus crías vivas, lo que es diferente de poner huevos, como lo hacen todas las aves y la mayoría de los peces, anfibios y reptiles. Los mamíferos amamantan a sus crías, proceso que implica un período relativamente largo de cuidado parental lo que favorece ciertos tipos de aprendizaje. Esto es diferente de lo que ocurre con la mayoría de los insectos y con casi todas las especies de peces, anfibios y reptiles,

en los cuales la progenie es independiente desde el mismo momento en que nace del huevo.

Células y tejidos

El cuerpo de un vertebrado, al igual que el de todo organismo multicelular complejo, está constituido por una variedad de células diferentes especializadas. Las células están organizadas en tejidos, que son grupos de células que llevan a cabo una función unificada. Diferentes tipos de tejidos, unidos estructuralmente y coordinados en sus actividades, forman órganos, como el estómago o el corazón. Se pueden distinguir aproximadamente 200 tipos diferentes de células en el cuerpo humano, que se suelen clasificar en sólo cuatro tipos de tejidos: epitelial, conectivo -o conjuntivo-, muscular y nervioso.

El tejidos epitelial constituye una cubierta para el cuerpo y sus cavidades. Los tejidos epiteliales se clasifican de acuerdo con la forma de las células individuales en escamoso, cuboide y columnar o prismático. Pueden estar formados por una sola capa de células (epitelio simple), como el del revestimiento interno del sistema circulatorio, o por varias capas (epitelio estratificado), como el de la capa externa (epidermis) de la piel. Diversas uniones entre células mantienen la integridad del tejido epitelial.

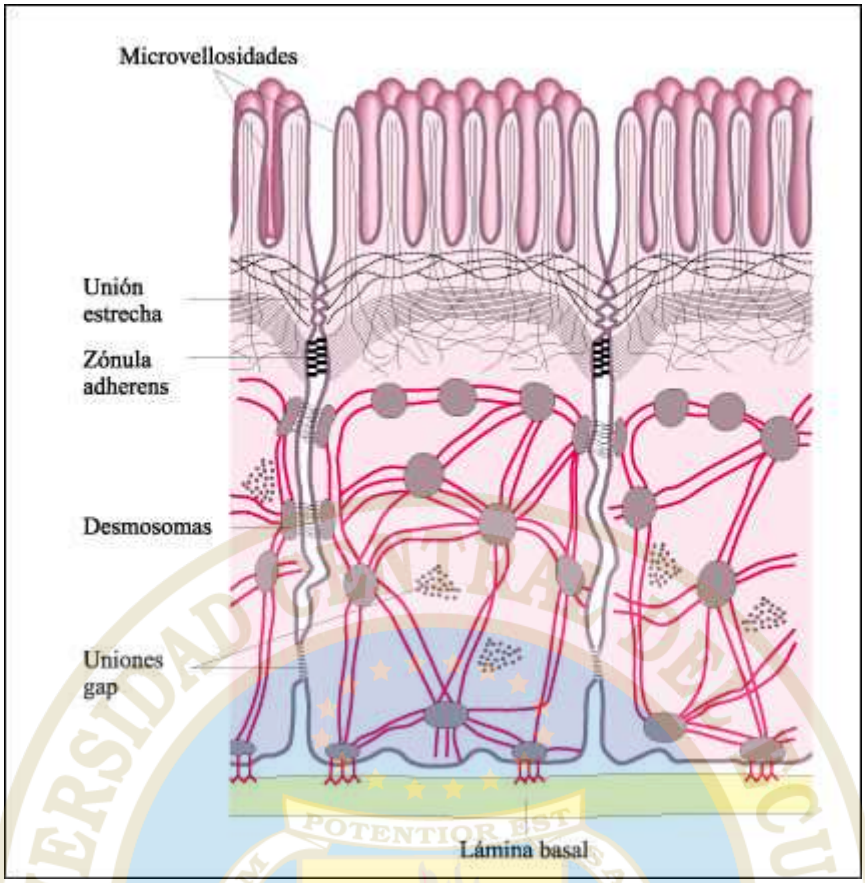


Las uniones entre las células epiteliales vecinas mantienen la integridad estructural del tejido.

a) Los desmosomas (macula adherens) unen células contiguas.



b) La unión estrecha (zonula ocludens) sella herméticamente las células y evita que intercambien sus contenidos.



c) Esquema de los tres tipos de uniones célula-célula. Los desmosomas, las uniones estrechas e, interpuesta, la zonula adherens. Dentro de cada célula, un haz contráctil de filamentos de actina corre en forma adyacente a la zonula adherens, paralelo a la membrana plasmática a la cual está unida a través de un complejo de proteínas intracelulares.

El tejido conectivo incluye distintos tejidos con propiedades funcionales diversas y con ciertas características comunes. Los tejidos conectivos reúnen, dan apoyo y protegen a los otros tres tipos de tejido.

Las células de los tejidos conectivos están separadas unas de otras por grandes cantidades de material extracelular que conforman la matriz, que fija y soporta al tejido. La matriz extracelular está formada por polisacáridos y proteínas secretados localmente que forman una intrincada red. La sustancia fundamental, viscosa y amorfa, es el principal componente de la matriz. La matriz también contiene fibras.

Los tejidos conectivos se agrupan según las características de su matriz extracelular. Todos presentan una población relativamente estable de células, principalmente fibroblastos y macrófagos. Los fibroblastos, más abundantes, sintetizan las fibras y los glúcidos complejos de la sustancia fundamental que conforman la matriz. Los macrófagos fagocitan células y partículas extrañas y participan también en la respuesta inflamatoria. Por otra parte, hay adipocitos, células especializadas en el almacenamiento de lípidos. También hay células "de paso" por el tejido conectivo; entre ellas, linfocitos, plasmocitos, neutrófilos, eosinófilos, basófilos y monocitos.

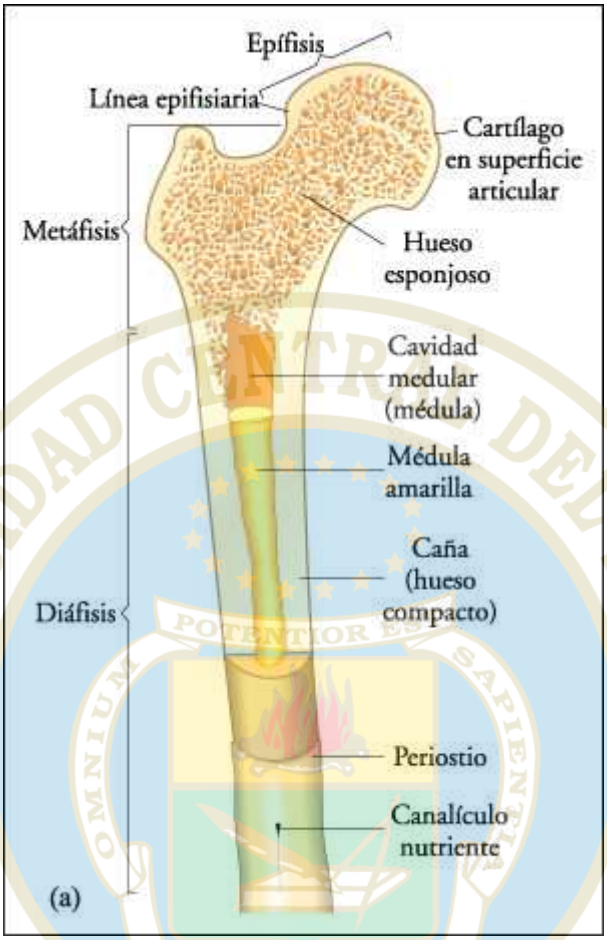
Los principales tejidos conectivos, de acuerdo al volumen que ocupan en el cuerpo humano, son: el sanguíneo, el linfático y el óseo.

Tipos de tejido conectivo

Tipo de tejido	Localización	Características
		Propiamente dicho
Conectivo laxo	Debajo de epitelios que revisten las cavidades internas. Relacionado con epitelios de las glándulas y los vasos sanguíneos.	Fibras delgadas poco ordenadas, sustancia fundamental abu Fibroblastos y adipocitos abundantes Permite la migración d En él ocurren reacciones inflamatorias de la respuesta immu Permite la difusión de oxígeno y de nutrientes.
Conectivo denso irregular	En la capa inferior (dermis) de la piel.	Las fibras de colágeno no tienen una orientación definida. y s elevada proporción. Sustancia fundamental y fibroblastos escasos. Provee resistencia a desgarros.
Conectivo denso regular	En los ligamentos, tendones y aponeurosis.	Fibras de colágeno formando haces en un patrón definido qu resistencia al esfuerzo.
		Especializado
Adiposo (blanco y pardo)	Por debajo de la piel (hipodermis) formando una capa aislante.	Contiene adipocitos (almacenadores de lípidos) en íntima rel lecho vascular. Almacenamiento de energía, aislación y protección de órgan
Óseo (compacto y esponjoso)	En huesos, resistente y muy liviano (el esqueleto humano constituye sólo aproximadamente el l8% de nuestro peso).	Matriz extracelular mineralizada (fosfato de calcio en forma c hidroxiapatita). Almacena calcio y fosfato que se pueden movilizar desde la la sangre cuando se necesitan, regulando la homeostasis de Sustancia fundamental con proteínas (colágeno y otras) y pr El colágeno y los componentes de la sustancia fundamental mineralizados.
Cartilaginoso	Restringido a las articulaciones, anillos traqueales y estructuras de sostén del oído externo y la punta de la nariz (excepto en los animales de esqueleto cartilaginoso), también en los discos que actúan como amortiguadores entre las vértebras. En el feto forma los primeros huesos.	Células (condrocitos) secretan una matriz extracelular muy e firme, pero elástica con fibras de colágeno que la refuerzan y fundamental. Los condrocitos (solos o en pequeños grupos) se encuentran cavidades de la matriz (lagunas). Generalmente es avascular y no inervado. Actúa como soporte de pesos en las articulaciones. Es clave para el crecimiento de los huesos. Algunos cartílagos son elásticos.
Hemopoyético	En la médula ósea roja dentro de los espacios de los huesos largos: en los huesos jóvenes en la cavidad medular y en los espacios del hueso esponjoso.	Formación de glóbulos rojos, granulocitos, monocitos y plaq
Linfoide	En timo, ganglios linfáticos, médula ósea, amígdalas y bazo.	Formación de linfocitos y células de sostén de los órganos li redes laxas. Los linfocitos reaccionan en presencia de sustancias antigén
Sanguíneo	Dentro del corazón y los vasos sanguíneos del sistema circulatorio.	Matriz extracelular líquida con presencia de glóbulos rojos, g plaquetas. Transporte de nutrimentos, oxígeno, deshechos y otras sust

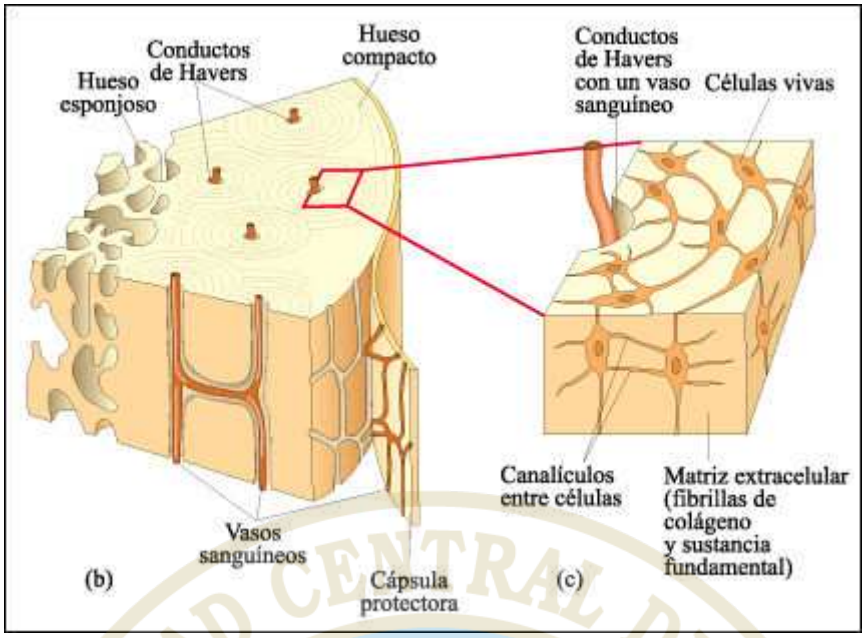
En los tejidos conectivos sanguíneo y linfático, que incluye la sangre y la linfa, la matriz extracelular es un fluido acuoso -el plasma- que contiene numerosos iones y moléculas, además de varios tipos de células especializadas, entre las que encuentran las de transporte y de defensa. Estas células pueden circular a través del cuerpo por la matriz fluida.

En el tejido conectivo óseo, la matriz extracelular del hueso, por contraste, está impregnada con cristales duros de compuestos de calcio que le otorgan gran rigidez y dureza. Esto permite al tejido óseo proporcionar sostén al cuerpo. Sin embargo, al igual que otros tejidos conectivos, el hueso es materia viva y está formado por células, fibras y sustancia fundamental



Un hueso largo: el fémur.

a) Los extremos de los huesos largos, como este fémur, están formados por hueso esponjoso en el cual hay grandes espacios rodeados de hueso compacto. La caña, hueca, se compone de hueso compacto. A lo largo de la parte central de la caña, se extiende una cavidad que contiene la médula ósea. La médula de los huesos largos es amarilla por la grasa que almacena. El periostio es una vaina fibrosa que contiene los vasos sanguíneos que suministran oxígeno y nutrientes a los tejidos óseos. Los vasos sanguíneos surgen del hueso a través de aberturas conocidas como canalículos nutrientes.



b) Los huesos son órganos vivos formados por tejido conjuntivo, tejido nervioso y tejido epitelial que reviste los vasos sanguíneos situados dentro de los conductos de Havers (que corren a lo largo del hueso). Cada hueso está rodeado por una cápsula fibrosa protectora que contiene los vasos sanguíneos grandes que aportan oxígeno y alimento al tejido óseo. c) Un detalle del tejido muestra que los conductos de Havers se hallan rodeados por células óseas vivas. Unos canalículos conectan las células entre sí, mediante expansiones citoplasmáticas, y con los vasos sanguíneos y los nervios que recorren los conductos de Havers.

Existen cuatro tipos de células que se asocian con el tejido óseo: 1) células que dan origen a los osteoblastos, 2) osteoblastos (células diferenciadas que secretan la matriz ósea), 3) osteocitos (células óseas maduras, rodeadas por la matriz ósea secretada previamente por el osteoclasto) que se ubican en lagunas y 3) osteoclastos (células multinucleadas fagocíticas derivadas de la médula ósea) que reabsorben el tejido óseo.

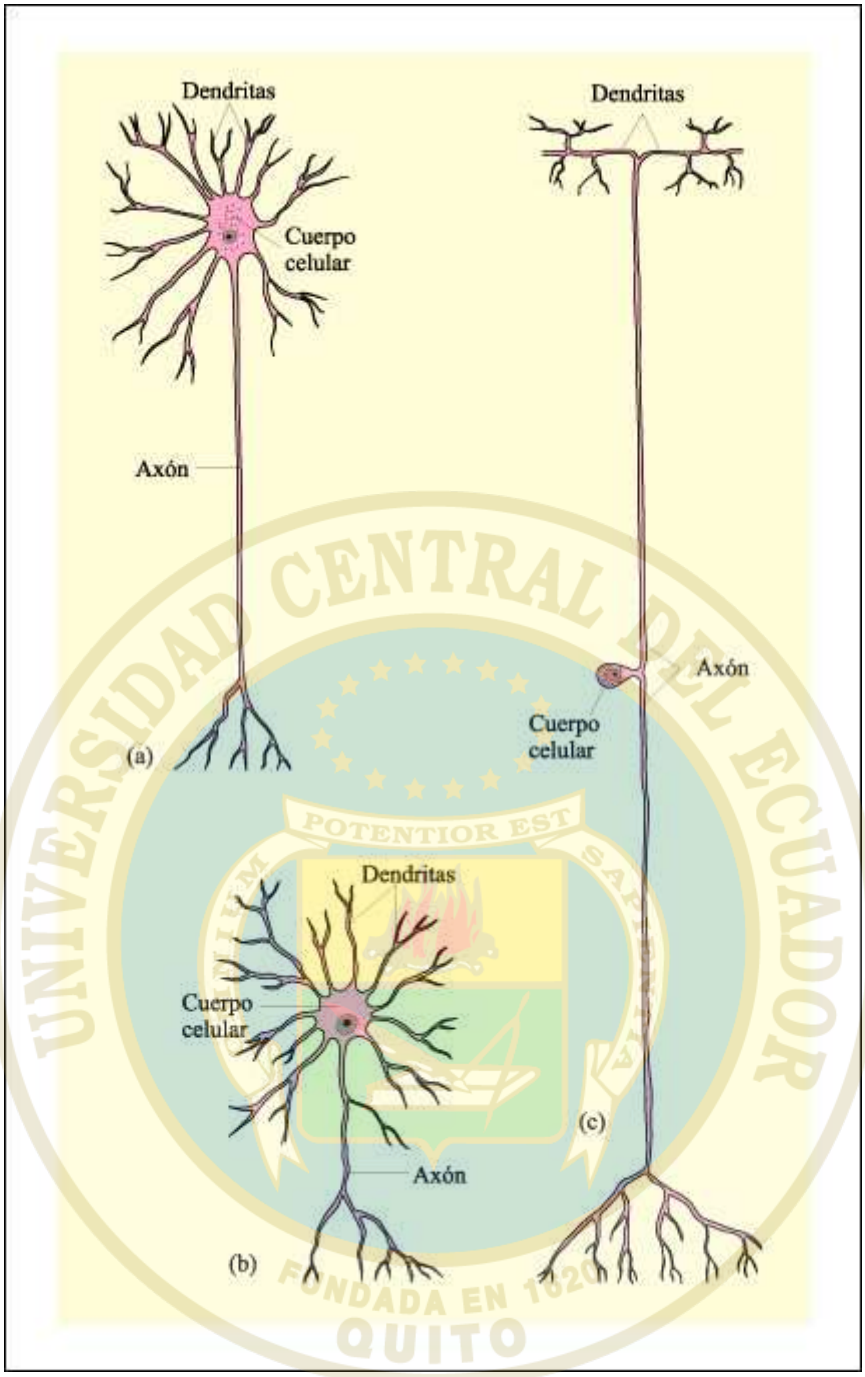
El tejido muscular se caracteriza por células musculares, especializadas en la contracción, que es llevada a cabo por ensambles de dos proteínas, la actina y la miosina. En el músculo estriado, que incluye al músculo esquelético y al cardíaco, estos ensambles forman un patrón en bandas, visible bajo el microscopio. En el músculo liso no se observa un patrón de este tipo.



Las células musculares presentan fibrillas muy finas de proteínas contráctiles que recorren toda la longitud de la célula. Estas fibrillas están ordenadas regularmente en el músculo esquelético y cardíaco, pero irregularmente en el músculo liso.

a) Los músculos esqueléticos están formados por células muy largas, cada una con muchos núcleos. El tejido tiene un aspecto estriado. b) El músculo cardíaco está formado por células cortas, cada una de las cuales presenta, a lo sumo, dos núcleos y también tiene un aspecto estriado. Los discos intercalares unen las células musculares cardíacas entre sí, lo que proporciona mayor adhesión al tejido e intervienen en la rápida comunicación entre células. Esto permite su contracción simultánea y la producción del latido. c) El músculo liso está formado por largas células fusiformes. A diferencia del músculo esquelético, cada célula muscular lisa posee un solo núcleo.

El tejido nervioso está constituido por células nerviosas o neuronas que están especializadas en la recepción, procesamiento y transmisión de la información.



Tres formas diferentes características de las neuronas de los vertebrados.

a) Las neuronas motoras y las neuronas de proyección b) Las interneuronas se encuentran dentro de regiones localizadas del sistema nervioso central. c) En las neuronas sensoriales, que transmiten impulsos desde los receptores sensoriales situados en los extremos de las ramificaciones de las dendritas. Todas estas neuronas forman conexiones, conocidas como sinapsis, con otras neuronas.

Las neuronas están formadas típicamente por un cuerpo celular, dendritas y un axón. Las señales, en forma de impulsos electroquímicos, pueden ser conducidas rápidamente a grandes distancias por el axón. Las neuronas están rodeadas y sostenidas por células de la neuroglia.

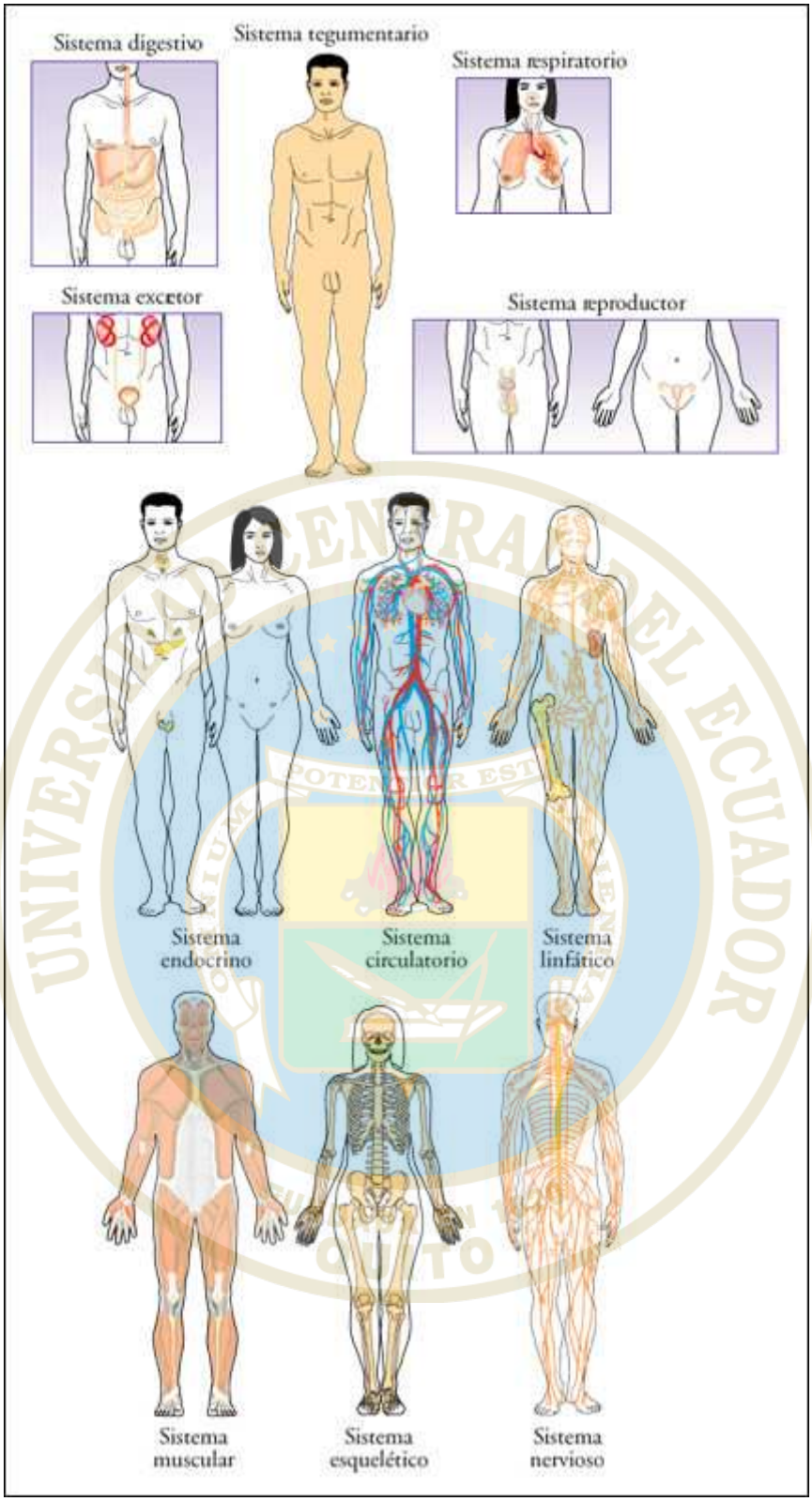
Órganos y sistemas de órganos

El cuerpo de los vertebrados comprende una variedad de células, organizadas en cuatro tipos de tejidos, que son grupos de células que comparten una función similar. En el siguiente nivel de organización, diferentes tipos de tejidos, unidos estructuralmente y coordinados en sus actividades, forman órganos.

Los órganos que trabajan juntos en forma integrada, y desempeñan una función particular, constituyen el siguiente nivel de organización: el de los sistemas de órganos.

Los sistemas de órganos, en conjunto, constituyen el animal completo, un organismo viviente que está en interacción con el ambiente externo. Este incluye, no sólo el ambiente físico, sino también a otros individuos de su misma especie, así como de otras especies.

Bajo este tipo de jerarquía interactiva se halla uno de los principios más profundos de la biología. La estructura y los procesos reguladores de los organismos más complejos son de tal forma que las partes sirven al todo y el todo a las partes.



Visión general de los principales sistemas del ser humano adulto y sus funciones.

Funciones del organismo

Muchas estructuras del cuerpo del animal adquieren "sentido" cuando se interpretan como adaptaciones que les permitieron hacer frente a "problemas" particulares presentados por la relación entre el organismo y su ambiente.

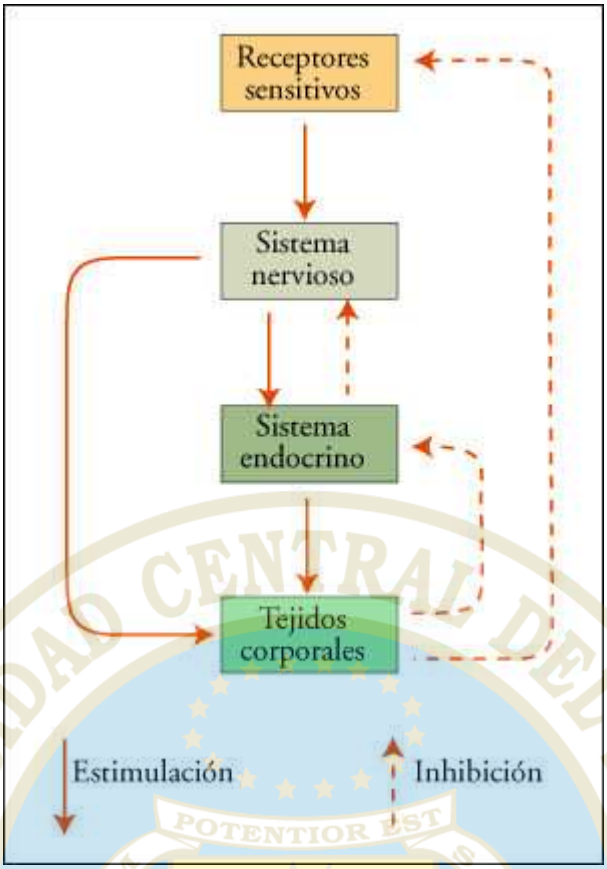
Sin embargo, antes de emplear esta metáfora de problemas y soluciones debemos aclarar qué entendemos realmente por "solución" de problemas biológicos. Un organismo confronta sus "problemas" con un conjunto de instrucciones genéticas. Si todo resulta bien, es decir, si esas instrucciones se traducen en estructuras, procesos y comportamientos que permiten al individuo vivir en ese ambiente particular, el organismo sobrevive y transmite la información a la generación siguiente. Además, si sus instrucciones permiten que el individuo que las lleva funcione con mayor eficacia que otros individuos de la misma población, su descendencia, probablemente, será más numerosa. Así, el proceso se repite, de generación en generación, y es de este modo que los "problemas" son "resueltos".

Un problema principal para cualquier sistema vivo es el que plantea la segunda ley de la termodinámica: mantener el alto nivel de organización característico frente a la tendencia universal hacia el desorden. Los organismos necesitan fuentes de energía y materias primas que les permitan mantener y operar los mecanismos de obtención de energía. Como heterótrofos multicelulares los animales deben ingerir su alimento. A partir de ese alimento, a través de las reacciones de la respiración celular, que requieren oxígeno, se libera finalmente energía y materia prima para otras reacciones químicas.

Un segundo problema al que se enfrentan los organismos vivos es el de mantener un ambiente interno relativamente constante. Este es un proceso complejo que implica, no sólo una vigilancia y regulación continua de muchos factores diferentes, sino también defensas preparadas contra una enorme diversidad de microorganismos. Virtualmente todos los sistemas de órganos participan en este proceso conocido como homeostasis.

El tercer problema que enfrentan los animales tiene dos aspectos. En primer lugar, la homeostasis exige la coordinación de las actividades de las numerosas células que constituyen el organismo, de modo que los tejidos y los órganos respondan a las necesidades fisiológicas generales, que cambian con las fluctuaciones del ambiente. En segundo lugar, los animales, típicamente, son muy activos y se mueven de acá para allá cuando tratan de obtener una pareja y van en busca de alimentos, mientras intentan simultáneamente evitar el ser capturados por otros animales. Una vida de movimiento activo exige recibir y procesar información del ambiente externo, y traducirla en una coordinación de los músculos esqueléticos coordinada y apropiada.

Hay dos sistemas principales de control en los animales: el sistema endocrino (las glándulas secretoras de hormonas y sus productos) y el sistema nervioso. Los sistemas de integración y control se regulan por medio de los llamados circuitos de retroalimentación.



Representación esquemática de las vías de control por retroalimentación, que regulan virtualmente todos los procesos fisiológicos.

El cuarto desafío que encara un organismo -que puede ser un problema o no- es multiplicarse. El imperativo biológico de reproducirse es enorme. Los animales dedican gran parte de su energía y sus recursos a enfrentar este desafío. La reproducción puede llevarse a cabo en una variedad de formas pero, en los mamíferos, es siempre sexual y siempre implica la formación de gametos, su unión para formar un cigoto y el desarrollo del cigoto hasta convertirse en un individuo adulto.

El cuarto Blanco - Biblioteca Web

Capítulo 40. Energía y metabolismo I: digestión

La digestión es el proceso por el cual el alimento es desintegrado en moléculas que pueden ser incorporadas por las células que tapizan el intestino, transferidas al

torrente sanguíneo y distribuidas a las células individuales del cuerpo. Ocurre en etapas sucesivas, reguladas por la interacción de hormonas y estímulos nerviosos.

En los vertebrados, el sistema digestivo consiste en un tubo largo y tortuoso que se extiende desde la boca hasta el ano. La superficie interna del sistema digestivo se continúa con la superficie externa del cuerpo, y así, técnicamente, la cavidad de este sistema está fuera del cuerpo. Las moléculas nutrientes realmente entran al cuerpo sólo cuando pasan a través del revestimiento epitelial del tubo digestivo. Así, el proceso de digestión implica dos etapas: el desdoblamiento o digestión de las moléculas de alimento y su absorción en el cuerpo.

El sistema digestivo incluye a las glándulas salivales, el páncreas, el hígado y la vesícula biliar, órganos accesorios que proporcionan las enzimas y otras sustancias esenciales para la digestión.

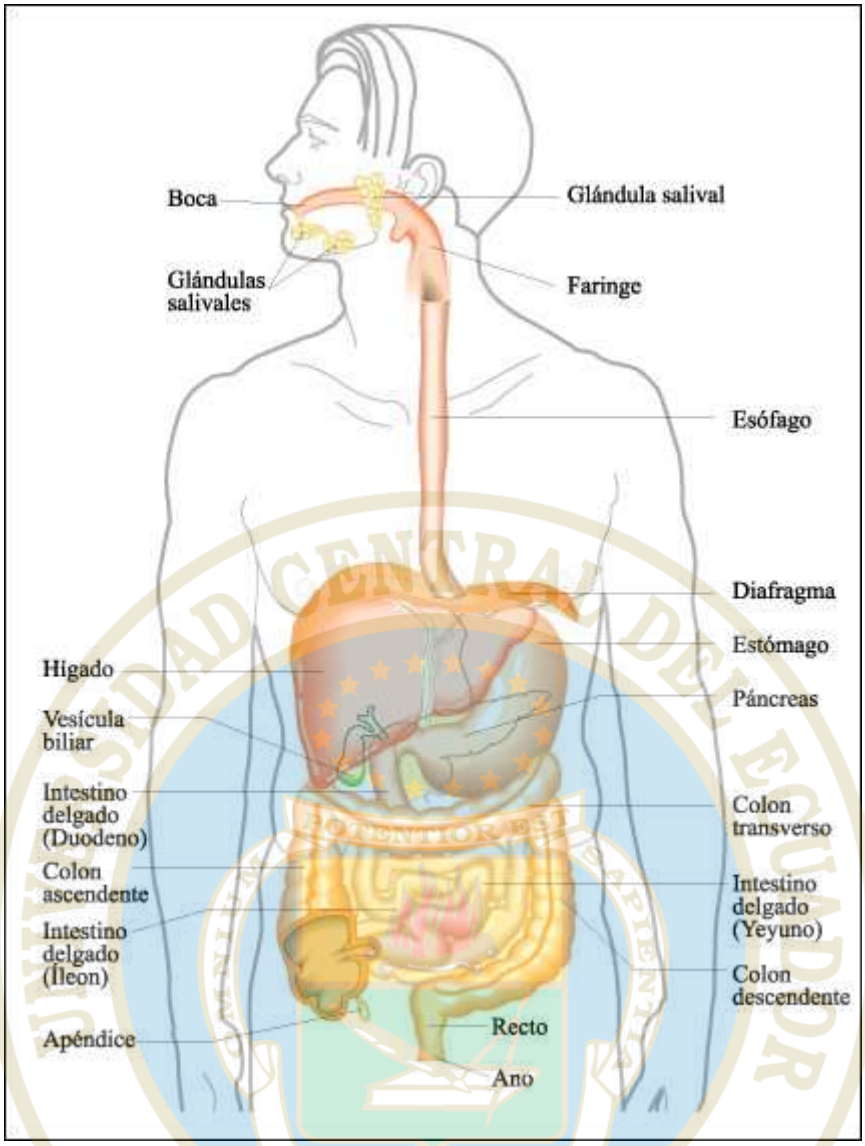
La principal fuente de energía para las células del cuerpo de los mamíferos es la glucosa que circula en la sangre. La concentración en sangre de la glucosa permanece extraordinariamente constante Ésta es la principal fuente de energía celular y la molécula estructural fundamental. El principal órgano responsable de mantener un suministro constante de glucosa es el hígado, que es capaz de convertir varios tipos de moléculas en glucosa. En él hígado se almacena glucosa en forma de glucógeno cuando los niveles de glucosa en la sangre son elevados, y se degrada el glucógeno, liberando glucosa, cuando los niveles plasmáticos de ésta caen. Estas actividades del hígado están reguladas por diferentes hormonas.

Los requerimientos energéticos del cuerpo pueden ser satisfechos por carbohidratos, proteínas o grasas, que son los tres tipos principales de moléculas alimenticias. Para una buena nutrición son necesarias las moléculas para combustible (que pueden ser obtenidas de carbohidratos, grasas o proteínas), aminoácidos esenciales, ácidos grasos esenciales, vitaminas, ciertos minerales y fibras vegetales.

La distribución de alimento en nuestro planeta es inequitativa y ocasiona graves problemas de salud por causas diversas. La abundancia de alimento en los países desarrollados trae aparejado una serie de riesgos nutricionales como la obesidad y el deseo de experimentar con el propio cuerpo adoptando dietas extremas. Por otra parte, en algunas regiones del planeta, el hambre es una condición constante para millones de personas.

El tubo digestivo de los vertebrados

El sistema digestivo de los vertebrados consiste en un tubo largo y tortuoso que se extiende desde la boca hasta el ano.



Canal alimentario humano.

El alimento pasa desde la boca, a través de la faringe y del esófago hacia el estómago y el intestino delgado, donde ocurre la mayor parte de la digestión. Los materiales no digeridos circulan por el intestino grueso (colon ascendente, transverso y descendente), se almacenan brevemente en el recto y se eliminan a través del ano. Los órganos accesorios del sistema digestivo son las glándulas salivales, el páncreas, el hígado y la vesícula biliar.

En los mamíferos, el alimento es procesado inicialmente en la boca, donde comienza la degradación del almidón en los seres humanos. Se mueve a través del esófago al estómago, donde los jugos gástricos destruyen las bacterias, comienzan a degradar las proteínas y, en parte, los lípidos.

La separación de los sistemas digestivo y respiratorio de los mamíferos evita que la comida pueda ingresar a los pulmones.

La mayor parte de la digestión ocurre en la porción superior del intestino delgado, el duodeno; aquí la actividad digestiva, que es llevada a cabo por enzimas, está casi completamente bajo regulación de las hormonas. La degradación del almidón

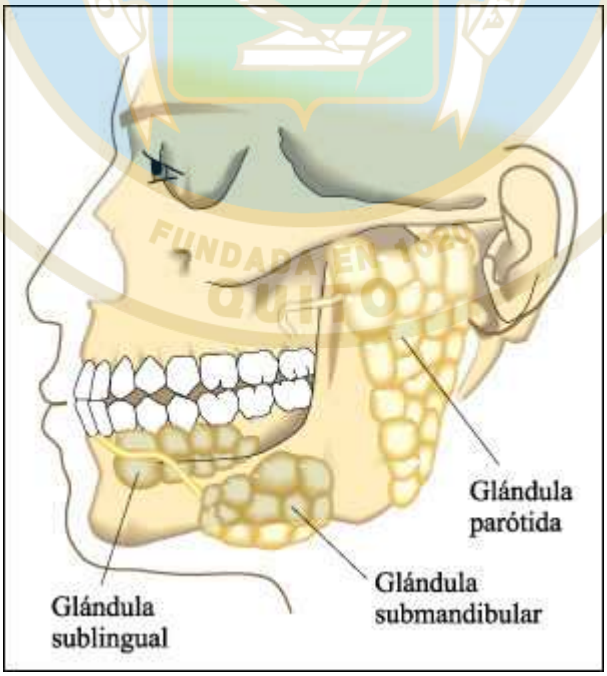
por las amilasas continúa la degradación del almidón iniciada en la boca, produciendo disacáridos, las grasas son hidrolizadas por lipasas, y las proteínas son reducidas a dipéptidos o aminoácidos individuales. Los monosacáridos, los aminoácidos, los ácidos grasos y los dipéptidos son absorbidos por el epitelio intestinal y transportados por los vasos sanguíneos de las vellosidades; las grasas, luego de ser reprocesadas en el epitelio intestinal, penetran hacia por los vasos linfáticos y finalmente entran al torrente sanguíneo. Las hormonas secretadas por las células del duodeno estimulan las funciones del páncreas y del hígado. El páncreas libera un fluido alcalino que contiene enzimas digestivas; el hígado produce bilis, que también es alcalina y emulsiona las grasas.

Gran parte del agua que penetra, y es secretada en el estómago y en el intestino delgado durante la digestión, es reabsorbida por el propio intestino delgado. La mayor parte del agua restante es reabsorbida desde los residuos de la masa alimenticia cuando pasa a través del intestino grueso. El intestino grueso contiene bacterias que viven en simbiosis y que son la fuente de ciertas vitaminas que el hombre no puede sintetizar. Los residuos no digeridos son eliminados del intestino grueso como materia fecal.

Principales glándulas accesorias

Además del largo tubo que se extiende desde la boca hasta el ano, el sistema digestivo incluye también las glándulas salivales, el páncreas, el hígado y la vesícula biliar. Estos órganos accesorios proporcionan las enzimas y otras sustancias esenciales para la digestión.

Las glándulas salivales producen la saliva, una secreción acuosa, ligeramente alcalina, que contiene moco y lubrica el alimento. En los seres humanos y otros mamíferos la saliva también contiene una enzima digestiva, la amilasa salival, que comienza la digestión del almidón.



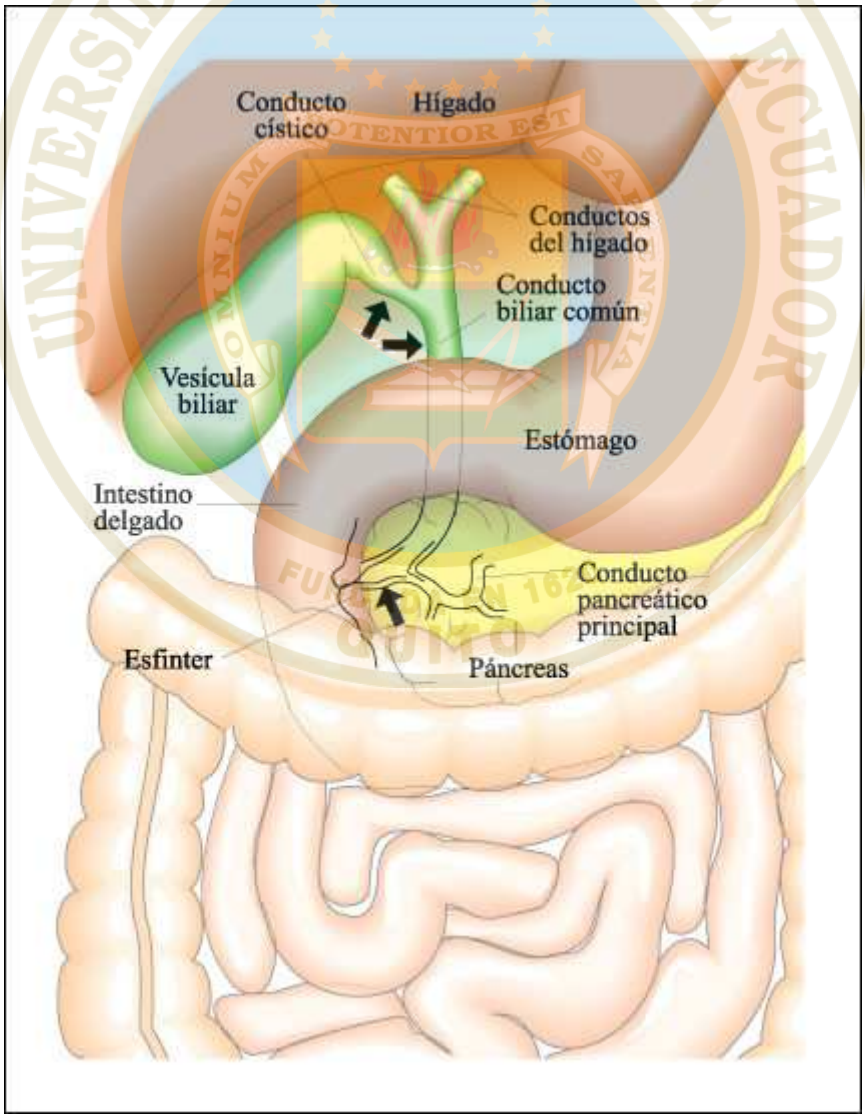
Glándulas salivales.

La mayor parte de la saliva es producida por tres pares de glándulas salivales. Cantidades adicionales son suministradas por glándulas pequeñas, las glándulas bucales, de la membrana mucosa que tapiza la boca.

El páncreas es un órgano secretor especializado que se diferencia en dos porciones: páncreas exocrino y endocrino. El primero, al igual que las glándulas salivales, secreta agua, algunos iones y enzimas que actúan en el intestino, entre ellas una amilasa, y una gran cantidad de bicarbonato que neutraliza la acidez proveniente del estómago.

El páncreas endocrino es una glándula productora de hormonas que secreta insulina, glucagón, polipéptido pancreático y somatostatina. Estas hormonas participan en la regulación de la glucosa en sangre y, en parte, en la modulación de la actividad del páncreas exocrino.

Los dos componentes glandulares se hallan bajo control del sistema nervioso autónomo y de varios factores, entre ellos, la glucemia -la concentración de glucosa en sangre- y la concentración de algunas hormonas intestinales, como la secretina, el péptido inhibidor gástrico y la colecistocinina.



Conductos del hígado, la vesícula biliar y el páncreas, que se fusionan poco antes de vaciarse en el intestino delgado a través de un esfínter en su paredes.

En la figura anterior, las flechas indican los sitios en que se alojan generalmente los cálculos biliares. Éstos, que consisten principalmente en colesterol y sales biliares, se forman cuando se altera el delicado equilibrio en las concentraciones relativas de los componentes de la bilis.

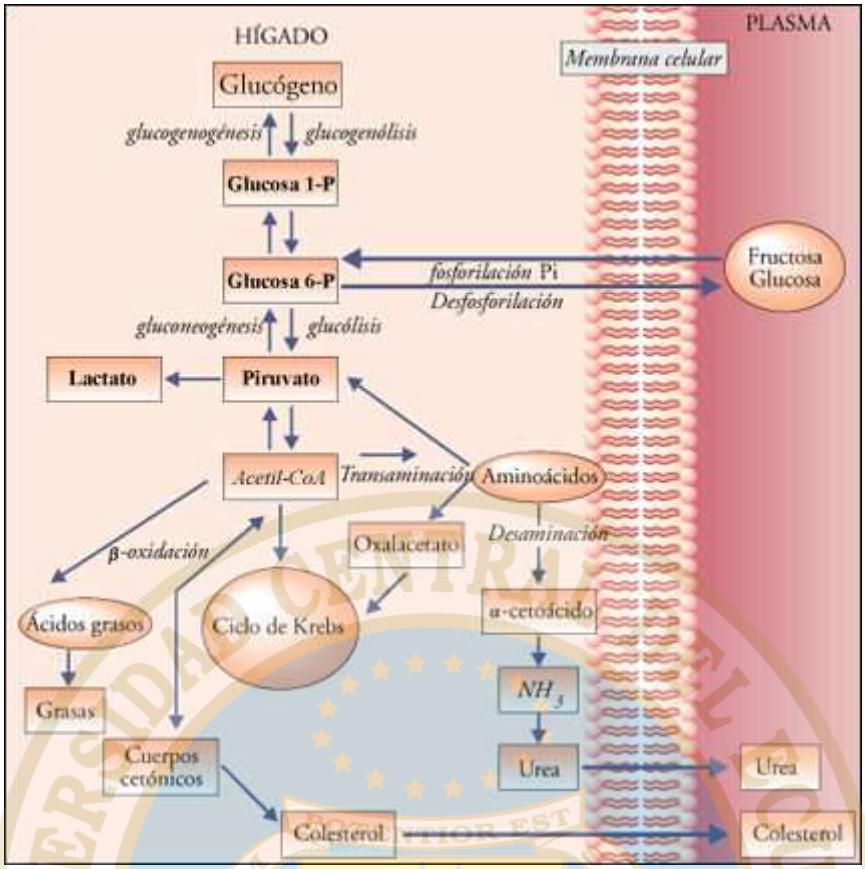
El hígado, el órgano interno más grande del cuerpo, es una verdadera fábrica química que presenta una extraordinaria variedad de procesos y productos de síntesis o transformación. Almacena y libera carbohidratos, desempeñando un papel central en la regulación de la glucosa sanguínea. En el hígado también se procesan aminoácidos, que se convierten en carbohidratos, o que son canalizados a otros tejidos del cuerpo donde sirven de materia prima para la síntesis de proteínas esenciales, tales como enzimas y factores de coagulación. El hígado fabrica las proteínas del plasma que tornan a la sangre hipertónica en relación con los fluidos intersticiales, lo cual impide el movimiento osmótico de agua desde el torrente sanguíneo a los tejidos.

Es la fuente principal de las lipoproteínas del plasma, incluyendo LDL y HDL, que transportan colesterol, grasas y otras sustancias insolubles en agua por el torrente sanguíneo, y es de importancia central en la regulación del colesterol sanguíneo. Almacena vitaminas solubles en grasas, como las A, B y E. Produce bilis (que se almacena luego en la vesícula biliar) con componentes que participan del proceso de digestión de los lípidos. Degrada la hemoglobina de los glóbulos rojos muertos o dañados a bilirrubina. El hígado inactiva diversas hormonas, desempeñando así un papel importante en la regulación hormonal. También degrada una variedad de sustancias extrañas, algunas de las cuales -como el alcohol- pueden formar productos metabólicos que dañan a las células hepáticas e interfieren en sus funciones.

Regulación de la glucosa sanguínea

La principal función de la digestión es, naturalmente, suministrarle a cada célula del cuerpo las moléculas orgánicas que puedan servir como fuente de energía y materias primas.

Aunque los vertebrados raramente comen durante todo el día, la concentración de glucosa en sangre -que es la principal fuente de la energía de la célula y la molécula estructural fundamental- permanece extraordinariamente constante. El hígado desempeña un papel central en este proceso crítico.



Esquema general de los procesos que ocurren en el hígado integrando el metabolismo de hidratos de carbono, lípidos y proteínas.

La glucosa y otros monosacáridos entran en la sangre desde el tracto intestinal y pasan directamente al hígado a través del sistema porta hepático. El exceso de glucosa es convertido en glucógeno -proceso denominado glucogenogénesis - y se almacena en las células hepáticas. Cuando hay un exceso de glucógeno, los monosacáridos que llegan al hígado son metabolizados por otra vía, la de la glucólisis lo que da, entre otros productos, acetil-coA. El acetil-coA puede ser convertido en glicerol y ácidos grasos y, posteriormente, formar grasas. Las grasas son almacenadas en el hígado, en general, en las vacuolas lipídicas de los hepatocitos. El acetil-coA también puede ser usado como materia prima para la síntesis de aminoácidos. También, el hígado degrada los aminoácidos en exceso (que no se almacenan) y los convierte en piruvato y luego en glucosa -proceso denominado gluconeogénesis-. El nitrógeno de los aminoácidos es excretado en forma de urea por los riñones, y la glucosa es almacenada como glucógeno.

Cuando es necesario, el glucógeno se degrada y libera glucosa -proceso denominado glucogenolisis-. La absorción o la liberación de glucosa por parte del hígado está determinada primariamente por su concentración en la sangre. La concentración de glucosa, a su vez, está regulada por diversas hormonas y está influida por el sistema nervioso autónomo.

Entre las hormonas que intervienen en este proceso están la insulina, el glucagón y la somatostatina, todas ellas producidas por el páncreas. La insulina promueve la absorción de glucosa por la mayoría de las células del organismo, y disminuye, así, la glucosa sanguínea. De esta forma, el principal estímulo para la secreción de insulina es el aumento de la glucemia. El glucagón promueve la degradación del

glucógeno en glucosa, que pasa a la sangre. Por ende, la hipoglucemia -una baja concentración de glucosa en sangre- resulta el estímulo dominante para la secreción de glucagón. La somatostatina, tiene una variedad de efectos inhibitorios que colectivamente ayudan a regular la tasa a la que la glucosa y otros nutrientes son absorbidos desde el tubo digestivo.

Algunos requerimientos nutricionales

En virtud de la actividad del hígado, que convierte varios tipos de moléculas en glucosa, y dado que la mayoría de los tejidos pueden usar ácidos grasos como combustible alternativo, los requerimientos energéticos del cuerpo pueden ser satisfechos por carbohidratos, proteínas o grasas, que son los tres tipos principales de moléculas alimenticias.

Además de las calorías, las células del cuerpo necesitan 20 tipos diferentes de aminoácidos para ensamblar proteínas. Cuando falta cualquiera de los aminoácidos necesarios para la síntesis de una proteína particular, ésta no puede producirse y los otros aminoácidos son convertidos en carbohidratos y oxidados o almacenados. Los vertebrados no pueden sintetizar los 20 aminoácidos, que se conocen como aminoácidos esenciales.Las plantas son la fuente última de aminoácidos esenciales. Mediante una buena combinación de legumbres, granos y cereales una persona vegetariana puede obtener los aminoácidos que necesita.

Los mamíferos también requieren, pero no pueden sintetizar, ciertos ácidos grasos poliinsaturados y un grupo de hormonas de acción local: las prostaglandinas.

Las vitaminas son un grupo adicional de moléculas requeridas por las células vivas que no pueden ser sintetizadas por las células animales. Muchas de ellas funcionan como coenzimas y son generalmente requeridas sólo en cantidades pequeñas.

Deficiencias vitamínicas graves, como las que pueden ocurrir en regiones donde la malnutrición es crónica, pueden tener consecuencias pasmosas.

Nuestro cuerpo también necesita nutrientes que cumplen la función de antioxidantes, es decir, que son capaces de neutralizar la acción oxidante de una molécula inestable -un radical libre- sin perder su propia estabilidad electroquímica.

Los radicales libres dañan las membranas de nuestras células, y son capaces de destruir o provocar mutaciones en el DNA, facilitando el camino para que se desarrollen diversos tipos de enfermedades. La acción de los radicales libres está ligada al cáncer y al envejecimiento, así como al daño causado en las arterias por el colesterol "oxidado"; esto relaciona directamente a esas moléculas con las enfermedades cardiovasculares.

El cuerpo, además, tiene un requerimiento dietario de varias sustancias inorgánicas, o minerales. Éstas incluyen el calcio y el fósforo para la formación de huesos, el yodo para la hormona tiroidea, el hierro para la hemoglobina y los citocromos, el sodio, el cloro y otros iones esenciales para el balance iónico.

Problemas nutricionales

El principal problema nutricional en muchos países desarrollados es la obesidad. Cuando se ingiere alimento cuya degradación genera más calorías de las que se pueden acumular en forma de glucógeno, el exceso se acumula en forma de grasa en células especializadas, los adipocitos.

Además de un exceso de calorías, muchas dietas parecen contener numerosos riesgos para la salud. El exceso de sal está correlacionado con la el riesgo de hipertensión (alta presión sanguínea). Otro factor de riesgo es la grasa animal, como la que se encuentra presente en la carne vacuna y de cerdo. Las dietas ricas en grasa animal interfieren en la regulación del colesterol sanguíneo, implicado en la aterosclerosis y en los ataques cardíacos, así como en ciertos tipos de cáncer.

Por otra parte, existen muchos tipos de dietas para adelgazar. La mayoría incluye la reducción de la ingestión de calorías diarias que, en muchas ocasiones despiertan sensaciones de hambre muy fuertes. Esto, aparentemente, no sucede si se acompaña la dieta con un buen ejercicio físico.



Proporción de alimentos que se recomienda ingerir diariamente.

En ocasiones, el exceso de peso provoca el deseo de adoptar dietas extremas para reducir ese exceso, ya sea éste subjetivo o real. Existen desórdenes de la alimentación autoimpuestos que afecta mayoritariamente a algunas mujeres adolescentes. Uno de ellos es la anorexia nerviosa. Quienes la padecen tienen una falsa percepción del propio cuerpo. Como consecuencia, apenas comen y hasta presentan conductas como provocar vómitos, ingerir laxantes y diuréticos o realizar un ejercicio físico intenso. Los casos graves suelen requerir hospitalización y alimentación intravenosa.

Otro desorden alimentario es la bulimia. Las personas afectadas usualmente ingieren grandes cantidades de comida y luego se desprenden de esos excesos por medio de vómitos, laxantes y ejercicio físico intenso.

Incluso en la actualidad, en algunas regiones del planeta, el hambre es una condición constante para millones de personas. Cuando el cuerpo humano es sometido a un ayuno, indefectiblemente comienza a digerirse a sí mismo. Cuando la ingestión calórica es menor a la necesaria, la grasa se moviliza, degradándose a glicerol y ácidos grasos, y liberándose en el torrente sanguíneo.

Primero se degradan las reservas de almidón y azúcar del cuerpo, se sigue por las grasas y, luego, por las proteínas musculares. Gradualmente, la sensación de hambre disminuye y el metabolismo se enlentece. De esta manera, disminuye el consumo de energía. A medida que avanza el consumo de proteínas, los aminoácidos se usan para mantener las funciones de órganos vitales como el cerebro, el corazón y los pulmones.

Cuando la degradación de proteínas alcanza los anticuerpos, el sistema inmune comienza a desmantelarse y el organismo es víctima de infecciones. En estas condiciones, puede sobrevenir una anemia, deteriorarse la coordinación nerviosa y afectarse seriamente los sentidos de la vista y del oído.

Sin embargo, una persona puede comer pero estar de todas maneras malnutrida. Estas personas suelen sentirse débiles, con fatiga y ser muy susceptibles a infecciones. Esto se debe, en general, a deficiencias de aminoácidos esenciales, minerales como el hierro o el calcio y vitaminas.



El cuarto Blanco - Biblioteca Web

Capítulo 41. Energía y metabolismo II: respiración

Las células heterótrofas obtienen energía de la oxidación de los compuestos que contienen carbono. Este proceso libera dióxido de carbono y, para máximos rendimientos energéticos, requiere oxígeno. La respiración -o ventilación- es el medio por el cual un animal obtiene oxígeno para la respiración que ocurre en sus células y se libera del dióxido de carbono.

Tanto el agua como el aire contienen oxígeno. El oxígeno entra a las células y a los tejidos corporales por difusión, moviéndose desde regiones donde su presión parcial es alta a regiones donde su presión parcial es baja. Sin embargo, el movimiento de oxígeno por difusión es eficiente sólo cuando hay un área superficial relativamente grande expuesta a la fuente de oxígeno y cuando la distancia por la cual el oxígeno debe difundir es corta.

Las branquias y pulmones surgieron como resultado de presiones selectivas que permitieron incrementar la eficiencia de los medios de intercambio gaseoso. Ambos órganos presentan grandes superficies para el intercambio de gases y tienen también una rica provisión de sangre que transporta estos gases hacia otras partes del cuerpo del animal.

La respiración en los animales grandes implica tanto la difusión como el flujo global. El flujo global lleva agua o aire a los pulmones o a las branquias y hace circular el oxígeno y el dióxido de carbono en el torrente sanguíneo. Los gases se intercambian por difusión entre la sangre y el aire de los pulmones o el agua que rodea a las branquias, y entre la sangre y los tejidos.

En los seres humanos, el aire entra a los pulmones a través de la tráquea y avanza hasta los bronquios y bronquiolos, que terminan en los alvéolos donde se produce el intercambio gaseoso.

Los cambios en el volumen de la cavidad torácica son los responsables de la variación en la presión de los pulmones. El sistema respiratorio humano funciona como resultado de cambios en la presión pulmonar que, a su vez, resultan de cambios en el tamaño de la cavidad torácica.

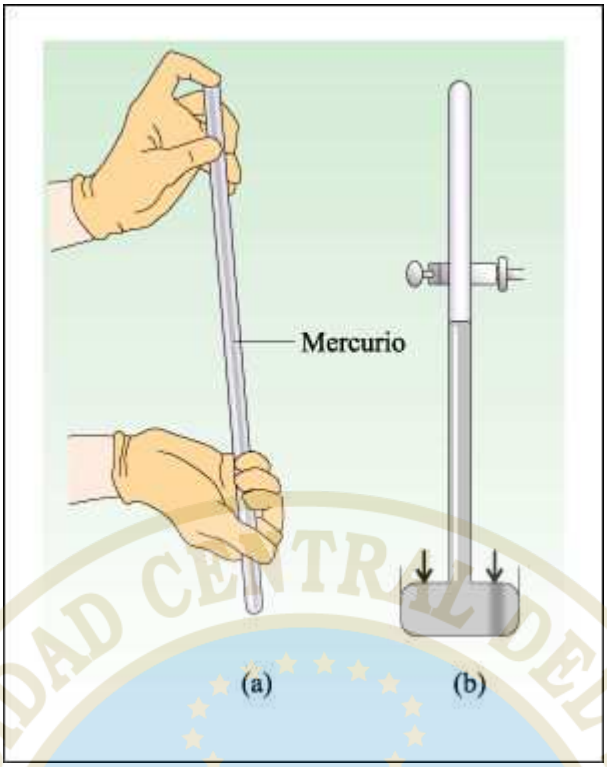
El oxígeno debe ser transportado a través de la sangre a todas las células del cuerpo. Los pigmentos respiratorios incrementan la capacidad transportadora de oxígeno de la sangre. En los vertebrados, el pigmento respiratorio es la hemoglobina que transporta el oxígeno. Cada molécula de hemoglobina tiene cuatro subunidades, cada una de las cuales puede combinarse con una molécula de oxígeno. El dióxido de carbono es transportado en el plasma sanguíneo principalmente en forma de ion bicarbonato.

La frecuencia y amplitud de la ventilación son controladas por neuronas respiratorias del tronco encefálico. Estas neuronas, activan neuronas motoras de la médula espinal que hacen que el diafragma y los músculos intercostales se contraigan y responden a señales causadas por cambios leves en las concentraciones del ion hidrógeno, del dióxido de carbono y del oxígeno en la sangre.

Difusión y presión de aire

En todo organismo el intercambio gaseoso -es decir, el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono entre las células y el ambiente que las circunda- ocurre por difusión. La velocidad a la cual una sustancia difunde entre dos sitios está dada por la Ley de Fick. Los animales pueden maximizar la velocidad de difusión usando aire en lugar de agua, presentando una mayor área de intercambio gaseoso o un gradiente de concentración más pronunciado.

Para describir a un gas, es conveniente referirse a su presión y no a su concentración. A nivel del mar, el aire ejerce una presión de 1 atmósfera sobre nuestra piel, que es suficiente para sostener una columna de agua de aproximadamente 10 metros de alto o una columna de mercurio de 760 milímetros.



La presión atmosférica se mide habitualmente por medio de un barómetro de mercurio.

La presión total de una mezcla de gases, como el aire, es la suma de las presiones de cada gas en la mezcla y la presión de cada gas es proporcional a su concentración.

Composición del aire seco

Gas	% de volumen
Oxígeno	21
Nitrógeno	77
Argón	1
Dióxido de carbono	0,03
Otros gases*	0,97

* *Incluye hidrógeno, neón, kriptón, helio, ozono, xenón y ahora, desafortunadamente, en algunos ambientes, radón.*

El oxígeno, por ejemplo, que constituye aproximadamente el 21%, en volumen, del aire seco, ejerce el 21% de la presión atmosférica -160 mm Hg-. Este valor se conoce como presión parcial de oxígeno (PO2).

La producción de CO2, producto del metabolismo, y el consumo de O2 se hallan relacionados y su intercambio se lleva a cabo en el alvéolo; en las vías respiratorias las concentraciones de estos gases se modifican. De acuerdo con sus respectivas presiones parciales estos gases se mueven de un compartimiento a otro, desde una región de presión parcial más alta a una región de presión parcial más baja.

En ambientes localizados a grandes alturas, la presión atmosférica es baja (y, por consiguiente, la PO2 es menor). Si una persona que vive a nivel del mar visita un

lugar que está a una altitud comparativamente elevada., se sentirá ligeramente mareada al principio y se cansará con facilidad, debido a la menor PO2. Para vivir a grandes alturas y para escalar con éxito una montaña, se requiere que el organismo experimente una serie de adaptaciones fisiológicas.

En aguas profundas, la situación es opuesta -las presiones de gas son más elevadas-. Si un buzo asciende con demasiada rapidez, puede sufrir una embolia muy dolorosa y, en algunas ocasiones, mortal.

Evolución de los sistemas respiratorios

El oxígeno penetra y se mueve en las células por difusión. Dentro de la célula participa en la oxidación de compuestos orgánicos que son fuentes de energía celular. En este proceso se produce dióxido de carbono, que difunde luego fuera de la célula a favor del gradiente de concentración o de la presión parcial. Las sustancias pueden moverse eficientemente por difusión sólo hasta distancias muy cortas.

Los organismos que aumentaron de tamaño en el curso de la evolución, también desarrollaron sistemas circulatorios y respiratorios que transportan gran cantidad de moléculas gaseosas por flujo global.

En la lombriz de tierra existe una red de capilares que se encuentra separada de la superficie del cuerpo por una sola capa de células. El oxígeno y el dióxido de carbono difunden directamente a través de la superficie húmeda del cuerpo pero dentro del animal son transportados por flujo global.

En los insectos y algunos otros artrópodos el aire es canalizado directamente dentro de los tejidos por una serie de túbulos revestidos de quitina.Este sistema es eficiente en los organismos pequeños, pero constituye una limitación importante al tamaño que puede ser alcanzado por un animal.

Las branquias y los pulmones constituyen modos de incrementar la superficie respiratoria. Las branquias usualmente son superficies evaginadas mientras que los pulmones son cavidades o superficies invaginadas.

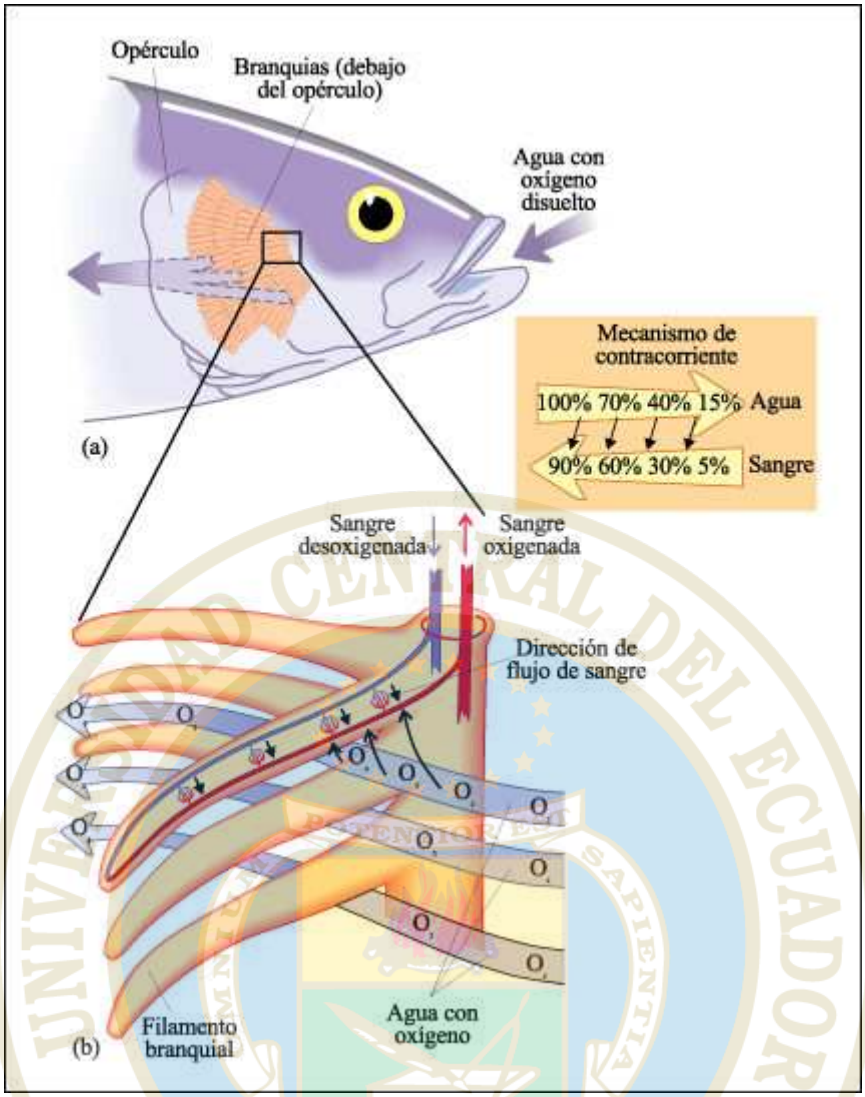


Las branquias son evaginaciones del epitelio que incrementan el área superficial expuesta al agua.

Frecuentemente, las branquias están cubiertas por un exoesqueleto, como en los crustáceos, o por una cubierta lobulada, como en los peces. En el axolote, el anfibio que se muestra aquí, la naturaleza externa de las branquias es claramente evidente. Su color rojo brillante se debe a la sangre que fluye a través de redes densas de capilares que se encuentran separadas de la superficie de la branquia por una única capa de células.

La superficie respiratoria de la branquia, como la superficie de la lombriz de tierra, es una capa unicelular, expuesta al ambiente de un lado y a los vasos del sistema circulatorio del otro.

Se cree que la branquia de los vertebrados cumplió primariamente una función alimentaria. En las branquias de los peces, los vasos de la circulación están dispuestos de modo tal que la sangre es bombeada a través de ellos en dirección opuesta a la del agua que contiene oxígeno, en una disposición de contracorriente que da como resultado una transferencia de oxígeno a la sangre mucho más eficiente que si ésta fluyese en la misma dirección que el agua.



En los peces, el oxígeno entra a la sangre por difusión desde el agua que fluye a través de las branquias.

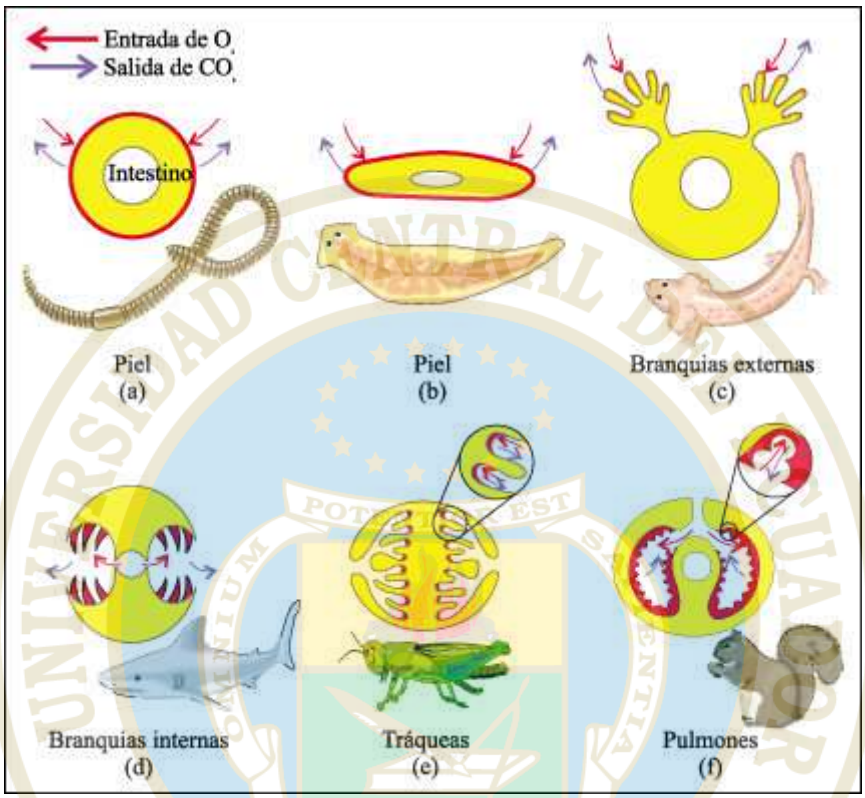
a) La estructura anatómica de las branquias determina que la velocidad de difusión sea máxima. b) Los vasos circulatorios están dispuestos de tal forma que la sangre es bombeada a través de ellos en dirección opuesta a la del agua que lleva oxígeno. Esta disposición permite que la sangre que lleva más oxígeno (es decir, la sangre oxigenada que sale del filamento branquial) contacte con el agua que lleva más oxígeno (el agua que entra al filamento), y la sangre que lleva menos oxígeno (la sangre desoxigenada que entra en el filamento branquial) contacte con el agua que lleva menos oxígeno (el agua que sale del filamento). Como resultado, la concentración de oxígeno en la sangre en cualquier parte del filamento branquial es inferior a la concentración de oxígeno del agua que fluye por la cámara branquial y, así, el oxígeno siempre fluye desde el agua hacia la sangre.

Los pulmones son cavidades internas desde las cuales el oxígeno contenido en el aire pasa al torrente sanguíneo. Presentan una ventaja abrumadora a quienes los portan ya que las superficies respiratorias pueden mantenerse húmedas sin que se produzca una pérdida grande de agua por evaporación. Los pulmones también se encuentran en algunos invertebrados.

Algunos peces primitivos tenían branquias y pulmones. Los anfibios y los reptiles tienen pulmones relativamente simples, con pequeñas superficies internas y dependen en gran medida de su piel para el intercambio gaseoso; los reptiles respiran casi enteramente por sus pulmones.

Respiración en animales grandes: algunos principios

Existen, básicamente, cinco tipos de sistemas respiratorios.



Diversidad de sistemas respiratorios.

a) En muchos organismos pequeños, desde protistas hasta lombrices de tierra, el intercambio gaseoso se produce a través de toda la superficie corporal. b) En los gusanos planos, el intercambio gaseoso se produce a través de la superficie de un cuerpo plano, forma que incrementa la relación superficie/volumen y disminuye la distancia en que se desarrolla la difusión dentro del cuerpo. c) Las branquias externas, como las de los gusanos poliquetos y algunos anfibios, incrementan la superficie de intercambio, pero están desprotegidas. En estos organismos, el intercambio gaseoso habitualmente ocurre también a través del resto de la superficie corporal. d) Con branquias internas, el mecanismo de ventilación impulsa el agua sobre las superficies branquiales altamente vascularizadas, como en los peces. e) El intercambio gaseoso en los extremos terminales de los tubos traqueales que se ramifican a través del cuerpo y penetran en todos los tejidos es característico de los insectos y algunos otros artrópodos terrestres. f) Los pulmones, presentes en todos los vertebrados que respiran aire y en algunos invertebrados como los caracoles terrestres, son sacos altamente vascularizados en los cuales fluye aire por un mecanismo de ventilación.

En los animales grandes, las moléculas de oxígeno provenientes del ambiente externo se desplazan a los tejidos metabólicamente activos por difusión y flujo global.

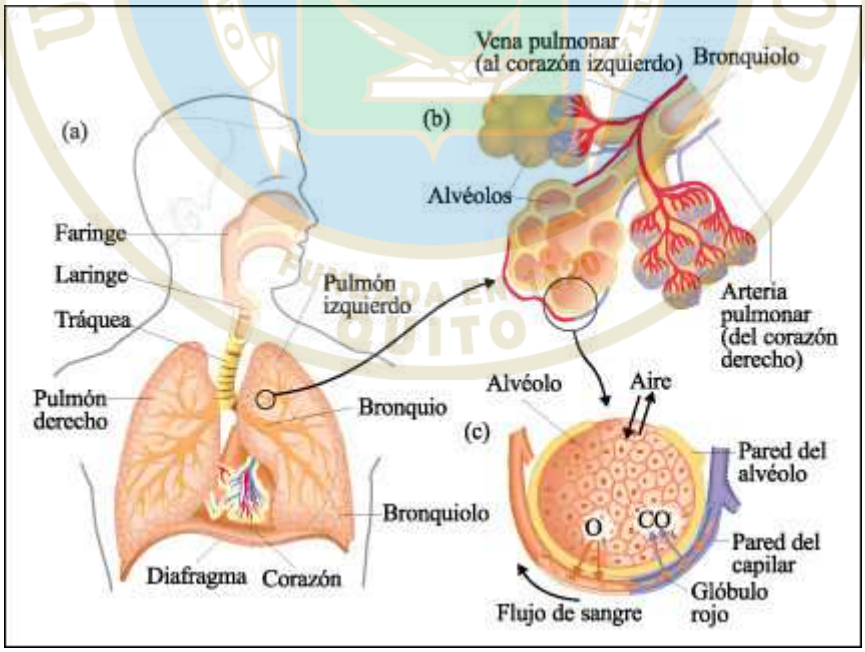
El oxígeno proveniente del medio externo (aire o agua) alcanza, por flujo global, los pulmones o las branquias. Luego, por difusión pasa a través de este tejido epitelial hasta la sangre desde donde, por flujo global circula hasta los tejidos donde será utilizado. Finalmente, difunde desde la sangre a los fluidos intersticiales, y hasta las células individuales para la respiración celular.

El dióxido de carbono, que es producido en las células de los tejidos, sigue el camino inverso y se elimina del cuerpo. La hematosis es el intercambio de CO2 y O2 en función de sus diferencias de presión entre la sangre y la cavidad alveolar, a través de una membrana constituida por la pared delalvéolo y la del capilar.

El sistema respiratorio humano

En el Homo sapiens, como en muchos otros animales, la inspiración o inhalación y la espiración o exhalación del aire hacia y desde los pulmones, habitualmente ocurre a través de la nariz donde son atrapadas partículas extrañas y polvo. El aire entra a los pulmones a través de la tráquea y avanza desde allí hasta una red de túbulos cada vez más pequeños, los bronquios y bronquiolos, que terminan en pequeños sacos aéreos, los alvéolos. El intercambio gaseoso tiene lugar realmente a través de las paredes alveolares. El aire entra y sale de los pulmones como resultado de cambios en la presión pulmonar que, a su vez, resultan de cambios en el tamaño de la cavidad torácica.

En el siguiente esquema, en a) el aire entra a través de la nariz o de la boca y pasa a la faringe, entra en la laringe y sigue hacia abajo por la tráquea, bronquios y bronquiolos hasta los alvéolos b) de los pulmones. Los alvéolos, de los que hay aproximadamente 300 millones en un par de pulmones, son los sitios de intercambio gaseoso. c) El oxígeno y el dióxido de carbono difunden a través de la pared de los alvéolos y de los capilares sanguíneos.



El sistema respiratorio humano.

Desde las cavidades nasales, el aire pasa a la faringe y desde allí a la laringe que contiene las cuerdas vocales y está situada en la parte superior y anterior del

cuello. El aire que pasa a través de las cuerdas vocales al espirar las hace vibrar y esto causa los sonidos del habla.

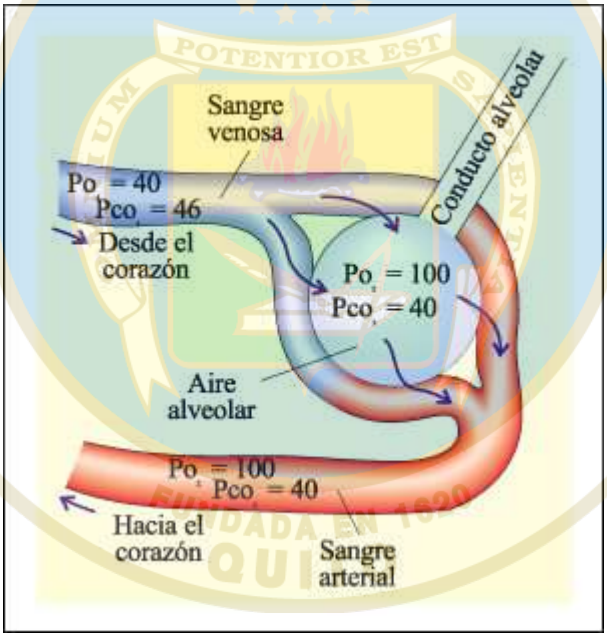
Desde la laringe, el aire inspirado pasa a través de la tráquea, un tubo membranoso largo también revestido de células epiteliales ciliadas.

La tráquea desemboca en los bronquios, que se subdividen en pasajes aéreos cada vez más pequeños llamados bronquiolos.

Los bronquios y los bronquiolos están rodeados por capas delgadas de músculo liso. La contracción y relajación de este músculo, que se halla bajo control del sistema nervioso autónomo ajustan el flujo de aire según las demandas metabólicas.

Los cilios de la tráquea, bronquios y bronquiolos baten continuamente, empujando el moco y las partículas extrañas embebidas en él hacia la faringe, desde donde generalmente son tragados.

El intercambio real de gases ocurre por difusión -como consecuencia de diferentes presiones parciales de oxígeno y dióxido de carbono- en pequeños sacos aéreos, los alvéolos, rodeados por capilares. El endotelio de los capilares y las células epiteliales planas de los alvéolos constituyen la barrera de difusión entre el aire de un alvéolo y la sangre de sus capilares.



El intercambio de los gases por difusión.

El intercambio de los gases por difusión se lleva a cabo debido a diferentes presiones parciales de oxígeno y de dióxido de carbono en el alvéolo y el capilar alveolar. Las cifras indican las presiones medidas en milímetros de mercurio.

Los pulmones están cubiertos por una membrana delgada conocida como pleura, que también reviste la cavidad torácica. La pleura secreta una pequeña cantidad de fluido que lubrica las superficies, de modo que éstas resbalan unas sobre otras cuando los pulmones se expanden y se contraen.

Mecanismo de la respiración

Los cambios en el volumen de la cavidad torácica son los responsables de la variación en la presión de los pulmones.

Inhalamos contrayendo el diafragma en forma de cúpula, que aplana y alarga la cavidad torácica, y contrayendo los músculos intercostales, que empujan la caja torácica hacia arriba y hacia afuera. Estos movimientos agrandan la cavidad torácica; dentro de ella disminuye la presión y el aire entra a los pulmones. El aire es forzado a salir de los pulmones cuando los músculos se relajan y el sistema vuelva a su equilibrio, reduciéndose el volumen de la cavidad torácica.

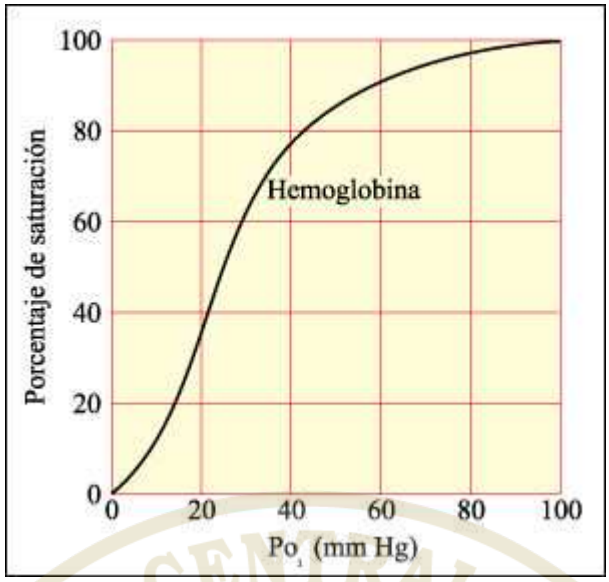
El sentido del flujo aéreo en las vías respiratorias depende de la diferencia de presión entre el alvéolo y la atmósfera. Cuando la presión alveolar es mayor que la presión atmosférica, el aire sale y se produce la espiración. Cuando la presión alveolar es menor que la atmosférica, el aire fluye hacia adentro y ocurre la inspiración. Este proceso cíclico, que es la base de la ventilación, se halla bajo control del sistema nervioso autónomo.

Transporte e intercambio de gases

El oxígeno es relativamente insoluble en el plasma sanguíneo. En animales que no dependen de su sangre para transportar oxígeno a cada célula, ya que poseen un sistema respiratorio traqueolar, esta baja solubilidad tiene pocas consecuencias. En otros animales, sería una limitación grave si no fuese por la presencia de proteínas especiales transportadoras de oxígeno -los pigmentos respiratorios-, que elevan la capacidad de transporte de oxígeno de la sangre.

En los vertebrados, y en muchos invertebrados el pigmento respiratorio es la hemoglobina, que está empaquetada dentro de los glóbulos rojos. En los moluscos y los artrópodos, la hemocianina, que contiene cobre en lugar de hierro, es el pigmento respiratorio más común. Se conocen otros pigmentos respiratorios; todos son una combinación de una unidad que contiene un ion metálico y una proteína.

La hemoglobina tiene cuatro subunidades, cada una de las cuales puede combinarse con una molécula de oxígeno. La adición de cada molécula de oxígeno incrementa la afinidad de la molécula por la siguiente molécula de oxígeno. Recíprocamente, la pérdida de cada molécula de oxígeno facilita la pérdida de la molécula siguiente.



La curva de asociación-disociación oxígeno-hemoglobina.

Esta curva representa valores de porcentaje de saturación para la hemoglobina humana de un adulto normal a distintas presiones parciales de oxígeno, a 38° C y a pH normal. Cuando la presión parcial de oxígeno se eleva, la hemoglobina incorpora oxígeno. Cuando la presión de oxígeno alcanza 100 mm Hg, que es la presión presente habitualmente en el pulmón humano, la hemoglobina se satura casi completamente con oxígeno. Cuando la PO2 cae, el oxígeno se disocia de la hemoglobina. Por lo tanto, cuando la sangre portadora de oxígeno alcanza los capilares, donde la presión es sólo de 40 mm Hg o menos, libera parte de su oxígeno (aproximadamente un 30 %) en los tejidos.

El dióxido de carbono es más soluble que el oxígeno en la sangre y viaja, en parte, disuelto en el plasma; en parte, unido a los grupos amino de las moléculas de hemoglobina y, en mayor proporción, como ion bicarbonato (HCO3). Una vez que se ha liberado en el plasma, el dióxido de carbono difunde a los alvéolos y fluye del pulmón con el aire exhalado.

La mioglobina es un pigmento respiratorio que se encuentra en el músculo esquelético. Estructuralmente, se asemeja a una sola subunidad de la molécula de hemoglobina. La afinidad de la mioglobina por el oxígeno es mayor que la de la hemoglobina, y por eso toma oxígeno de la hemoglobina. Sin embargo, durante un ejercicio intenso, cuando las células musculares utilizan el oxígeno rápidamente y la presión parcial de oxígeno en las células del músculo cae a cero, la mioglobina libera su oxígeno. De esta forma, la mioglobina suministra una reserva adicional de oxígeno a los músculos activos.

Regulación de la ventilación

La ventilación es controlada por el sistema nervioso, que ajusta la frecuencia y la amplitud de la inspiración y espiración de acuerdo con las demandas del organismo. Lo hace de tal manera que las presiones de oxígeno y dióxido de carbono en la sangre arterial casi no se alteran. Este ajuste se realiza a través de un grupo disperso de neuronas -el centro respiratorio bulbar -del bulbo raquídeo y la protuberancia del tallo cerebral, responsable del control de la respiración normal que es rítmica y automática.

En el centro respiratorio bulbar hay dos grupos de núcleos: el grupo respiratorio dorsal y el grupo respiratorio ventral. Ambos se conectan con las neuronas motoras de la médula espinal que controlan la musculatura respiratoria (diafragma y músculos intercostales).

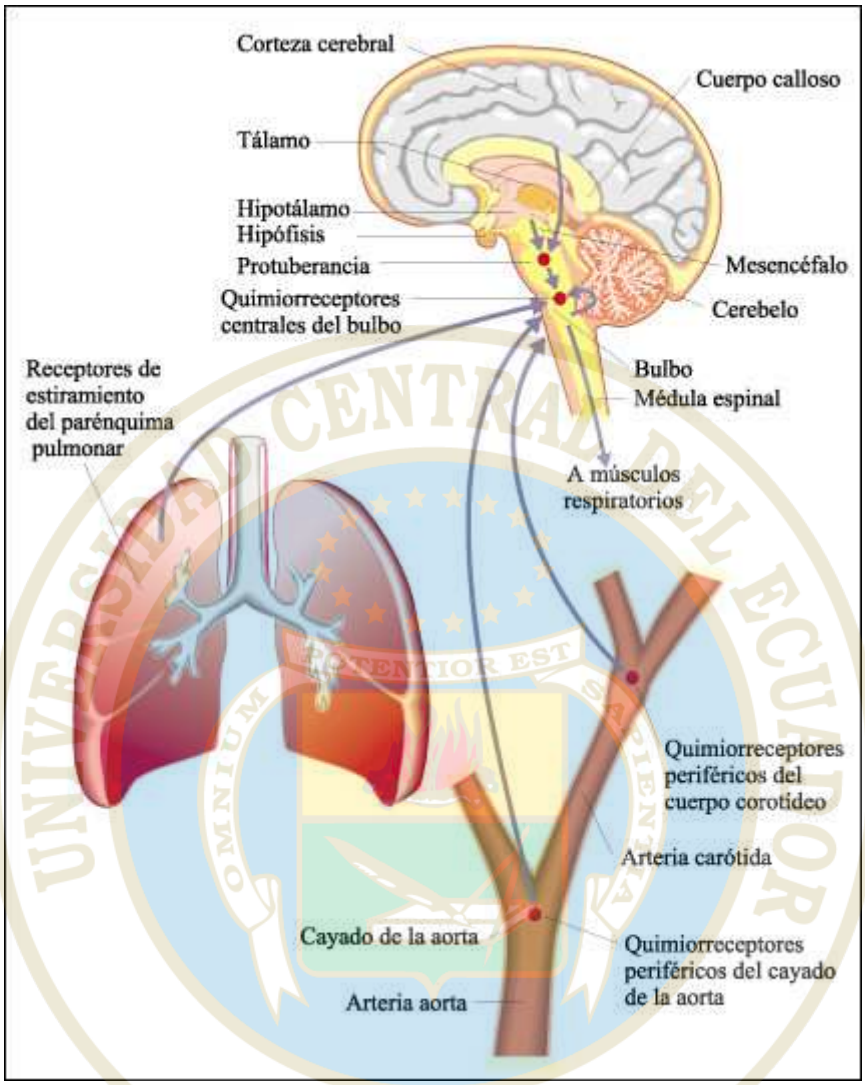


Diagrama del control nervioso de la respiración

El centro respiratorio se halla modulado, a su vez, por la información nerviosa proveniente de: quimiorreceptores centrales (en la cara ventral del bulbo raquídeo), quimiorreceptores periféricos (en el cayado de la aorta y el inicio de las arterias carótidas que irrigan el cerebro), receptores de estiramiento del parénquima pulmonar, por la irritación en las vías aéreas inferiores (bronquios y bronquiolos) y receptores del dolor en los capilares pulmonares. Esta modulación funciona como un sistema de retroalimentación capaz de autorregularse y mantener una ventilación eficiente.

Por otra parte, el centro respiratorio también se encuentra bajo influencia de estructuras nerviosas superiores, como la protuberancia y el mesencéfalo y la corteza cerebral, que permite el control voluntario de la ventilación.

Hay además una modulación química de la ventilación. Existen quimiorreceptores centrales y periféricos que monitorean los parámetros sanguíneos asociados a la respiración (la PO2 arterial, la PCO2 y el pH plasmático).

Este sistema es extremadamente sensible a cualquier cambio. Si la PCO2 y, por lo tanto, la concentración de iones H+ se incrementa sólo ligeramente, la respiración inmediatamente se hace más profunda y más rápida, permitiendo que más dióxido de carbono deje la sangre hasta que la concentración de iones H+ haya retornado a la normalidad.

El complejo sistema de sensores, que vigila diferentes factores en diferentes ubicaciones, subraya la importancia crítica de una provisión ininterrumpida de oxígeno a las células del cuerpo de un animal, particularmente a las células cerebrales.



El cuarto Blanco - Biblioteca Web

Capítulo 42. Energía y metabolismo III: circulación

En el transcurso del proceso evolutivo aparecieron animales con una mayor complejidad estructural y un mayor tamaño, y con mayores necesidades energéticas. Entre esos animales, fueron favorecidos los que adquirieron órganos especializados en la captación de oxígeno -como las branquias y pulmones- y un tejido conectivo fluido -en el caso de los vertebrados, la sangre- capaz de transportarlo hasta las células.

En la actualidad coexisten organismos de una gran diversidad de sistemas cardiovasculares. Básicamente, todos consisten en una red de conductos por los que circula un fluido - como la sangre- y una o varias bombas -como el corazón- capaces de generar el trabajo necesario para esta circulación.

La sangre es la encargada del transporte del oxígeno, los nutrientes y otras moléculas esenciales, así como los productos de desecho. Ésta se compone de plasma, eritrocitos, leucocitos y plaquetas. El plasma, la parte fluida de la sangre, es una solución acuosa en la que están disueltos y suspendidos nutrientes, productos de desechos, sales capaces de regular el pH sanguíneo, anticuerpos, hormonas, proteínas plasmáticas y otras sustancias.

En los vertebrados, la sangre circula a través de un circuito cerrado de vasos sanguíneos: arterias, arteriolas, capilares, vénulas y venas. Esta red, que incluye tanto al circuito pulmonar como al sistémico, finalmente alcanza a cada célula del cuerpo. La función principal del sistema circulatorio es llevada a cabo en los capilares, donde se intercambian sustancias entre la sangre y el fluido intersticial que rodea a las células individuales del cuerpo.

La sangre fluye a través del organismo por el sistema vascular gracias a la existencia de un órgano capaz de generar la fuerza necesaria para impulsarla: el corazón. Los cambios evolutivos en la estructura del corazón de los vertebrados pueden relacionarse globalmente con cambios en las tasas metabólicas y en el nivel de actividad de los animales.

El corazón no es solamente un órgano que bombea sangre; también es capaz de secretar sustancias que regulan su propio funcionamiento.

En el esquema general del sistema cardiovascular, la sangre circula desde el corazón a través de vasos cada vez más pequeños, desde donde va pasando nuevamente a vasos de mayor tamaño hasta retornar al corazón. Existen dos circuitos principales en el sistema cardiovascular de un vertebrado que respira aire: el circuito pulmonar y el circuito sistémico. En los mamíferos y las aves, la tabicación completa entre el "corazón izquierdo y el derecho" tiene una consecuencia importante: las presiones sanguíneas pueden ser diferentes en ambos circuitos.

En el sistema circulatorio, el gasto cardíaco genera la presión sanguínea, que es una medida de la fuerza por unidad de área que la sangre ejerce sobre las paredes de los vasos sanguíneos. La presión sanguínea no sólo depende del gasto cardíaco, que genera un flujo de sangre en el sistema vascular, sino también de la resistencia que el sistema opone al paso de la sangre. Esta resistencia está gobernada, en gran medida, por el radio de las arteriolas, elemento clave en la regulación de la presión arterial.

La actividad del sistema nervioso autónomo que controla la musculatura lisa de las arteriolas, al igual que la que regula el ritmo y la fuerza del latido cardíaco, está regulada por un área de la médula llamada centro de regulación cardiovascular.

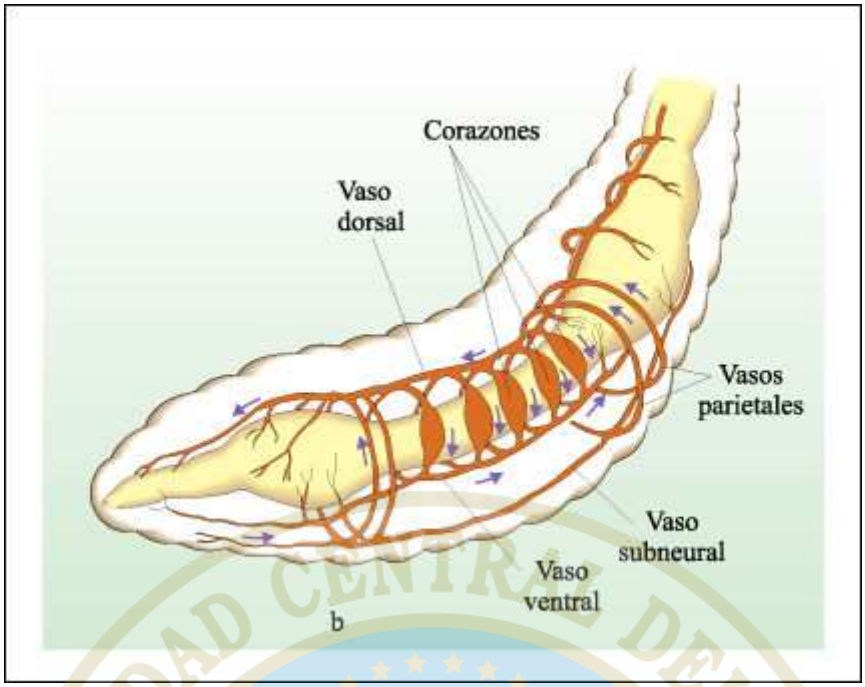
El sistema linfático se encarga de recolectar el líquido intersticial remanente del filtrado desde los capilares hacia la luz de los vasos sanguíneos. El líquido plasmático ingresa por filtración desde los capilares hacia el intersticio, y pasa desde el instersticio hacia la luz de los vasos por efecto de la presión oncótica. El líquido intesticial remanente que no se recupera por acción de la presión oncótica es devuelto a la circulación por medio del sistema linfático, que lo recolecta y vuelca en el sistema venoso.

Diversidad de los sistemas cardiovasculares

Los sistemas cardiovasculares consisten, básicamente, en una red de conductos por los que circula un fluido -en algunos casos la sangre- y una o varias bombas que impulsan esta circulación -como el corazón-. Este esquema, que varía en estructura y complejidad en los diferentes animales, debe asegurar el adecuado aporte de sangre a las distintas partes del organismo.

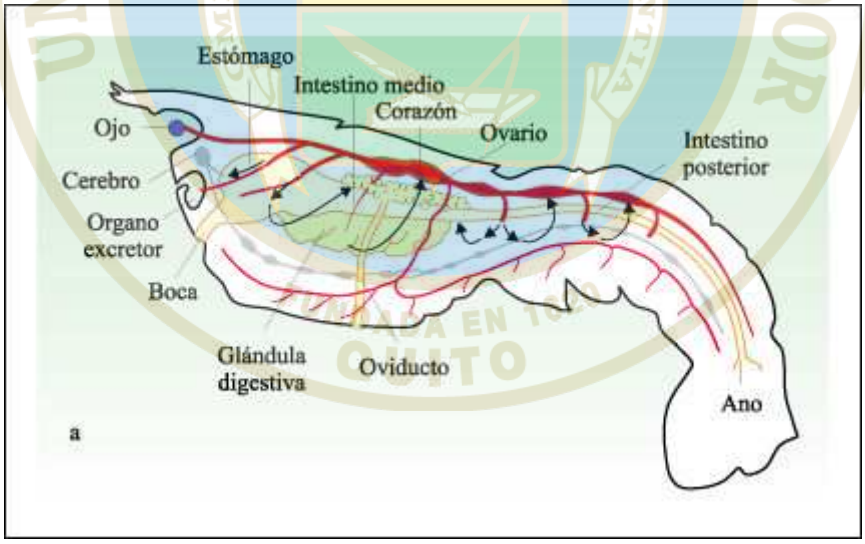
Las esponjas, cnidarios y nematodos no presentan un sistema vascular anatómicamente diferenciado que transporte sustancias: los gases, nutrientes y sustancias de desecho se intercambian ente las células y el exterior por difusión.

En los moluscos y artrópodos, existe un sistema de vasos conectados con un corazón y el sistema circulatorio es abierto. El sistema circulatorio también puede ser cerrado.



Diversidad de sistemas circulatorios (a)

a) Un sistema circulatorio abierto: el de los artrópodos. Consiste en un sistema de vasos conectados con un corazón. Desde los vasos, la sangre se vuelca en los tejidos y se forman "lagunas" abiertas desde las cuales retorna luego al corazón a través de aberturas valvulares.

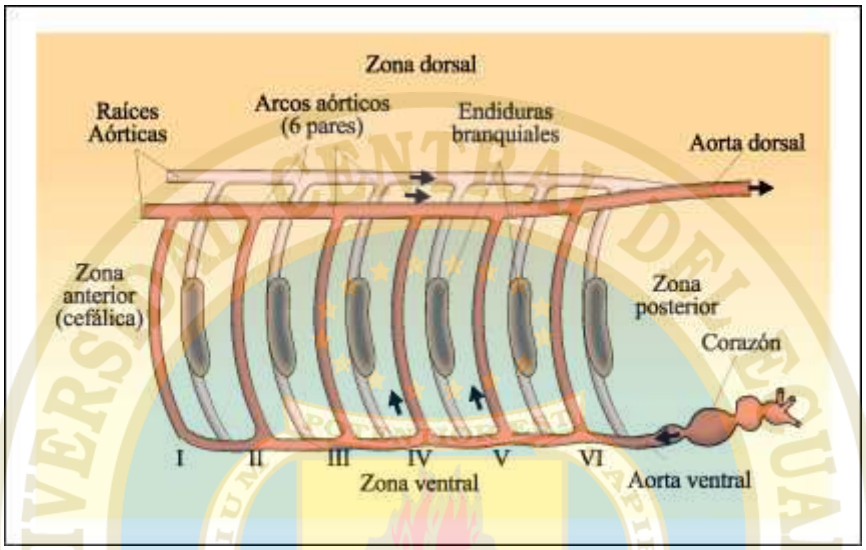


Diversidad de sistemas circulatorios (b)

b) Un sistema circulatorio cerrado: el de los anélidos. La sangre circula por dentro del sistema de vasos longitudinales-uno dorsal y varios ventrales- que corren a lo largo de su cuerpo alargado y que se ramifican en vasos menores y capilares. Es movilizada por cinco pares de "corazones" -áreas musculares de los vasos sanguíneos- que bombean la sangre hacia el vaso ventral. Los vasos más pequeños recogen la sangre de los tejidos y los vierten en el vaso dorsal muscular que la

bombea hacia adelante. Existen, además, válvulas que impiden que la sangre retroceda y por lo tanto su recorrido es unidireccional. Este tipo de sistema se encuentra en invertebrados como los erizos de mar y los pulpos, y en todos los vertebrados.

El sistema circulatorio de los vertebrados actuales deriva de un diseño ya estaba presente en los vertebrados ancestrales y que sufrió diversas modificaciones evolutivas asociadas fundamentalmente con el pasaje de la vida acuática a la terrestre. Se encuentra en los vertebrados acuáticos de respiración branquial -ciclóstomos y teleósteos-, en los cefalocordados -anfioxos- y en el embrión de todos los vertebrados.



Esquema simplificado del sistema circulatorio en los embriones de los vertebrados.

Una disposición anatómica similar, en los primeros vertebrados, habría dado origen al sistema circulatorio de los vertebrados actuales. Un "corazón" ubicado ventralmente impulsa la sangre hacia la aorta ventral, que se ramifica en seis pares de arcos aórticos a la altura de la faringe, numerados del I al VI. Los arcos aórticos se reunen dorsalmente en dos raíces aórticas que se juntan y forman la aorta dorsal que distribuye la sangre en los tejidos. En los vertebrados acuáticos más primitivos, y en los anfioxos, la capilarización de los arcos aórticos a nivel de las hendiduras branquiales permite la oxigenación de la sangre.

El corazón es un órgano esencialmente formado por tejido muscular y por lo tanto, puede contraerse. Cuando el corazón se contrae, la cavidad que encierra reduce su volumen y, en consecuencia, aumenta la presión de la sangre en su interior, que tiende a salir. Las células musculares del corazón deben contraerse ordenadamente y con una cierta rapidez ante un estímulo. Durante el proceso evolutivo, este conjunto de características aparecen en el músculo cardíaco que bombea en forma eficiente la sangre a través de todo el cuerpo.

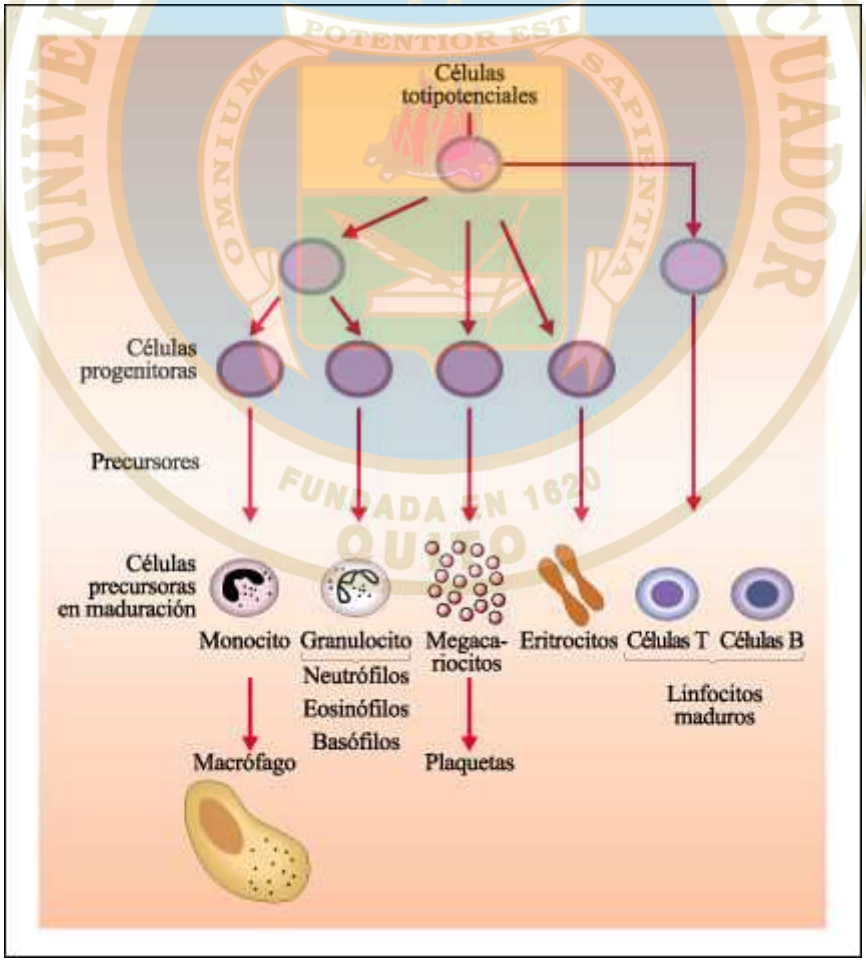
La sangre

En los vertebrados, la sangre es el fluido que circula a través del cuerpo transportando gases, nutrientes y desechos. Consiste, en un 40%, en células: glóbulos rojos (eritrocitos), glóbulos blancos (leucocitos) y plaquetas. El plasma ocupa el 60% restante. Los eritrocitos no tienen núcleo ni otras organelas;

contienen hemoglobina y se especializan en el transporte de oxígeno. La función principal de los leucocitos es la defensa del organismo contra invasores como virus, bacterias y partículas extrañas. Los glóbulos blancos pueden migrar al espacio intersticial y muchos realizan fagocitosis. Las plaquetas provienen de megacariocitos que se encuentran en la médula ósea. Contienen mitocondrias, un retículo endoplasmático liso y numerosos gránulos, donde se acumulan diversas sustancias sintetizadas o no por la plaqueta. Las plaquetas desempeñan un papel esencial al iniciar la coagulación de la sangre y obturar roturas de los vasos sanguíneos. Además, aseguran la reserva y transporte de serotonina producida por células del intestino delgado a través de la sangre producida por células del intestino delgado, así como la secreción de otras sustancias vasoactivas como la histamina. Las plaquetas participan en la cascada de coagulación de la sangre.

Con excepción del oxígeno, la mayoría de las moléculas nutrientes y los productos de desecho son transportados disueltos en el plasma. Además, el plasma contiene proteínas plasmáticas que no son nutrientes ni productos de desecho. Incluyen la albúmina, el fibrinógeno y las globulinas.

La formación de las células de la sangre -o hematopoyesis- se produce tempranamente en el embrión humano, en el hígado y en menor grado en el bazo. Después del nacimiento, todas las células sanguíneas, excepto los linfocitos, se sintetizan sólo en la médula ósea. Todas las células sanguíneas se originan a partir de un tipo único de células totipotenciales que se diferencian.



Diferenciación de las células de la sangre.

La ruptura de los vasos sanguíneos produce una hemorragia que disminuye el aporte de oxígeno y nutrientes al área afectada. Esto puede causar la necrosis, o muerte de las células, y, en caso de pérdidas de sangre importantes, una caída de la presión sanguínea de graves consecuencias. Tanto en los vertebrados como en los invertebrados, existen mecanismos por los que se obtura la zona dañada, evitándose la pérdida de sangre.

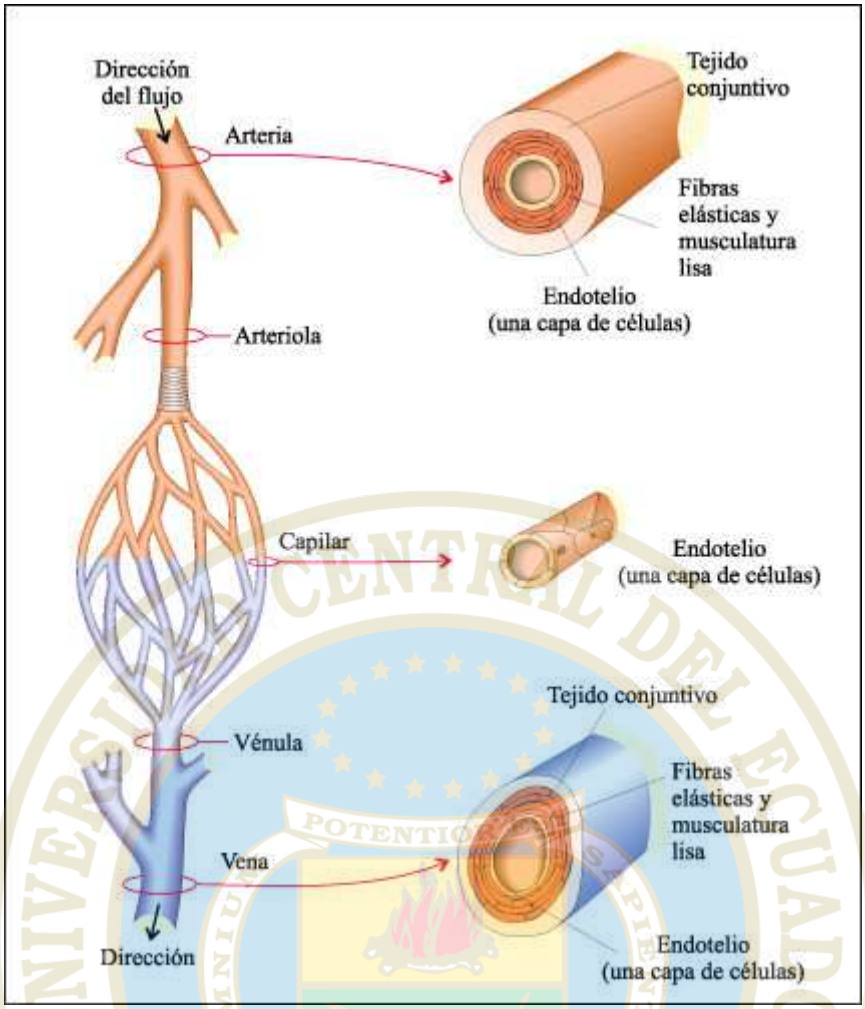
En los invertebrados se produce una contracción muscular de las paredes del cuerpo que facilita el cierre de la herida, mientras que la aglutinación y posterior formación de una placa de células sanguíneas obtura la zona. El proceso de formación de esta placa o coágulo se denomina coagulación. En los mamíferos, cuando un vaso sanguíneo se rompe, los vasos sanguíneos de la zona afectada se contraen y el aporte de sangre se reduce. Este proceso es reforzado por la formación de un coágulo integrado por células y proteínas sanguíneas.

La coagulación de la sangre es un fenómeno complejo, que requiere de plaquetas y de numerosos factores de coagulación presentes normalmente en el torrente sanguíneo, o en las membranas de las plaquetas o de otros tipos celulares. Involucra, en sus etapas finales, moléculas de tromboplastina que convierten a la protrombina en su forma activa, la enzima trombina. La trombina, a su vez, convierte al moléculas de fibrinógeno en fibrina, que se aglutina, formando una red insoluble en la que se "enredan" los glóbulos rojos y las plaquetas. Así se forma un coágulo que luego se contrae, acercando los bordes de la herida.

Los vasos sanguíneos

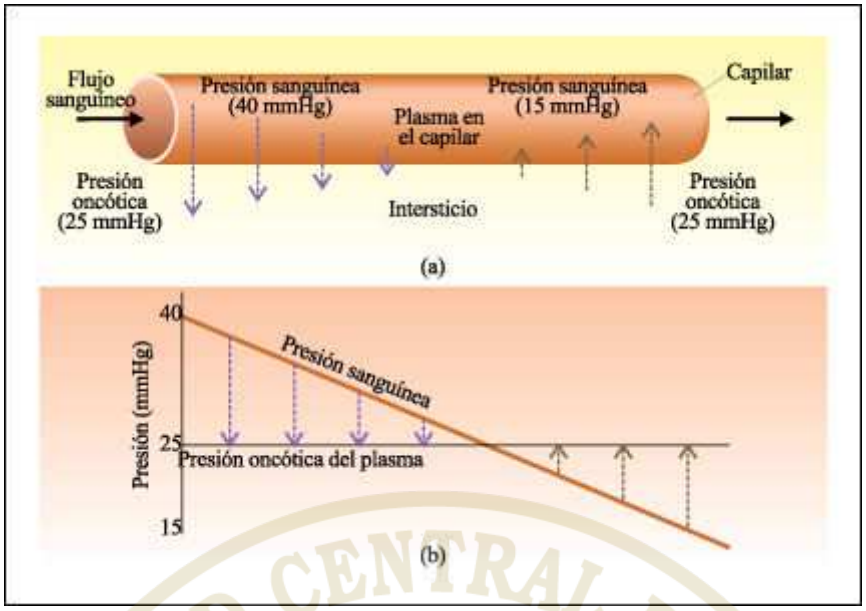
En el esquema general del sistema cardiovascular, la sangre es vertida desde el corazón en las arterias grandes, por las que viaja hasta llegar a arterias ramificadas más pequeñas; luego pasa a arterias aun más pequeñas -las arteriolas- y, finalmente, a redes de vasos mucho más pequeños, los capilares. Desde los capilares, la sangre pasa nuevamente a venas pequeñas de mayor diámetro -las vénulas-, luego a venas más grandes y, a través de ellas, retorna al corazón.

Las arterias tienen paredes gruesas, duras y elásticas, que pueden soportar la alta presión de la sangre cuando ésta abandona el corazón. Los capilares tienen paredes formadas sólo por una capa de células. El intercambio de gases, nutrientes y residuos del metabolismo entre la sangre y las células del cuerpo se produce a través de estas delgadas membranas capilares. La sangre de los capilares entra a las vénulas, que se juntan formando las venas. Las venas tienen una luz normalmente mayor que las arterias, y siempre tienen las paredes más delgadas, más fácilmente dilatables, con lo que se minimiza la resistencia al flujo de sangre en su retorno al corazón.



Anatomía de los vasos sanguíneos.

En los capilares es donde se produce el intercambio de sustancias entre la sangre y los tejidos. Las paredes de los capilares están formadas por sólo una capa de células, el endotelio. A medida que la sangre se mueve a través del sistema capilar, se produce el intercambio de sustancias entre el plasma y el espacio intersticial: los gases (como el oxígeno y el dióxido de carbono), los iones, las hormonas y las sustancias de bajo peso molecular en general, se intercambian libremente por difusión entre el plasma y los tejidos circundantes. Además, la presión sanguínea permite un pasaje de líquido por filtración de la sangre a través del endotelio. Solamente las proteínas de alto peso molecular no pueden atravesar el endotelio. Las proteínas retenidas en el interior de los vasos ejercen un efecto osmótico denominado presión oncótica. Esta presión genera un movimiento que tiene un sentido opuesto al generado por la presión sanguínea y tiende a hacer ingresar líquido desde los tejidos hacia los capilares.



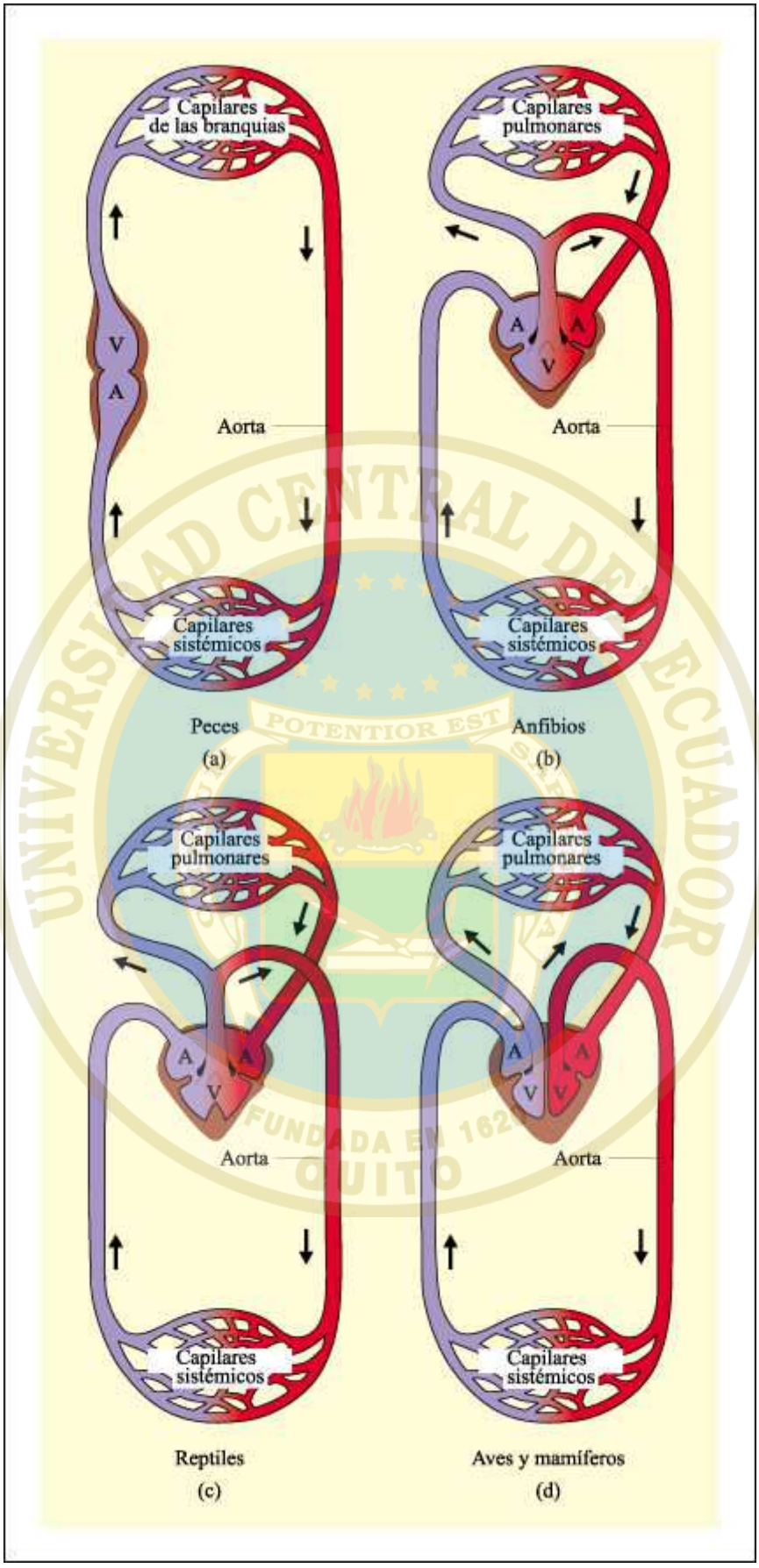
Relación entre la presión sanguínea y la presión oncótica.

a) En los capilares, el balance entre la presión sanguínea y la presión oncótica genera un pasaje de líquido desde el plasma hasta el intersticio y viceversa. Las flechas en linea de puntos indican la diferencia entre las presiones sanguínea y oncótica . La pared del capilar tiene permeabilidad selectiva y la presión sanguínea hace salir el líquido plasmático de los capilares por filtración. Las proteínas plasmáticas de alto peso molecular quedan retenidas en el capilar y generan la presión oncótica, que es constante a lo largo de todo el capilar. La presión sanguínea cae a lo largo del tubo y, cuando se hace menor que la presión oncótica, se produce una inversión del flujo del líquido plasmático, que comienza a reingresar desde el intersticio hacia la luz del capilar. b) Variación de la presión sanguínea en relación con la presión oncótica

Sin las proteínas del plasma, la presión sanguínea en los capilares provocaría una salida de líquido plasmático hacia los tejidos que ninguna fuerza haría reingresar. Las proteínas sanguíneas, entonces, tienen un papel esencial al generar la presión oncótica capaz de retener el plasma dentro del sistema vascular.

El corazón

Los corazones más simples, como los anélidos, son simplemente engrosamientos musculares de los vasos sanguíneos. En el curso de la evolución de los vertebrados, el corazón experimentó algunos cambios que resultaron en adaptaciones estructurales.



Sistemas circulatorios de los vertebrados.

La sangre rica en oxígeno se muestra en rojo y la sangre pobre en oxígeno en azul. a) En los peces, el corazón tiene sólo una aurícula (A) y un ventrículo (V). La sangre oxigenada en los capilares de las branquias va directamente a los capilares sistémicos sin regresar antes al corazón. b) En los anfibios, la única aurícula está dividida en dos cámaras separadas. La sangre rica en oxígeno procedente de los pulmones entra en una aurícula, y la sangre pobremente oxigenada que viene de los tejidos entra en la otra. El ventrículo, aunque carece de una división estructural, presenta poca mezcla de sangre. Desde el ventrículo, la sangre oxigenada se vierte en los tejidos y la sangre pobre en oxígeno se vierte en los pulmones. c) En los reptiles -lagartijas, tortugas y serpientes- el corazón está formado por tres cámaras, dos aurículas y un ventrículo. El ventrículo está parcialmente dividido y el corazón funciona como si tuviera cuatro cámaras, con una mezcla entre las sangres oxigenada y desoxigenada mínima. d) En las aves y los mamíferos, tanto la aurícula como el ventrículo están divididos en dos cámaras separadas; de hecho, hay dos corazones ("izquierdo" y "derecho"), uno que bombea la sangre pobremente oxigenada hacia los pulmones y el otro que bombea la sangre rica en oxígeno hacia los tejidos del cuerpo.

El corazón de todos los vertebrados presenta válvulas capaces de abrirse o cerrarse, permitiendo o no el paso de sangre según la diferencia de presiones sanguíneas entre las cámaras que separan.

En el corazón humano, las paredes están constituidas predominantemente por músculo cardíaco, formado por miocitos. La sangre que retorna desde los tejidos corporales constituye el llamado retorno venoso que penetra en la aurícula derecha a través de dos grandes venas §, las venas cavas superior e inferior. La sangre que retorna de los pulmones entra en la aurícula izquier-da a través de las venas pulmonares. Las aurículas se dilatan cuando reciben la sangre. Luego, ambas aurículas se contraen simultáneamente, haciendo que la sangre penetre en los ventrículos a través de válvulas abiertas. Luego, los ventrículos se contraen simultáneamente, las válvulas que se encuentran entre las aurículas y los ventrículos se cierran por la presión de la sangre en los ventrículos. El ventrículo derecho impulsa la sangre desoxigenada hacia los pulmones me-diante las arterias pulmonares; el ventrículo izquierdo impulsa la sangre oxi-genada hacia la aorta. Desde la aorta, la sangre se distribuye a los distintos tejidos corporales pero también ingresa, luego de ramificarse, al sistema coronario, que es el circuito vascular que irriga al propio tejido cardíaco.

El corazón presenta contracciones rítmicas, el latido cardíaco. En este latido, todos los miocitos responden a los estímulos nerviosos. El estímulo que origina la contracción cardíaca se origina en células especializadas del propio músculo, el marcapasos.

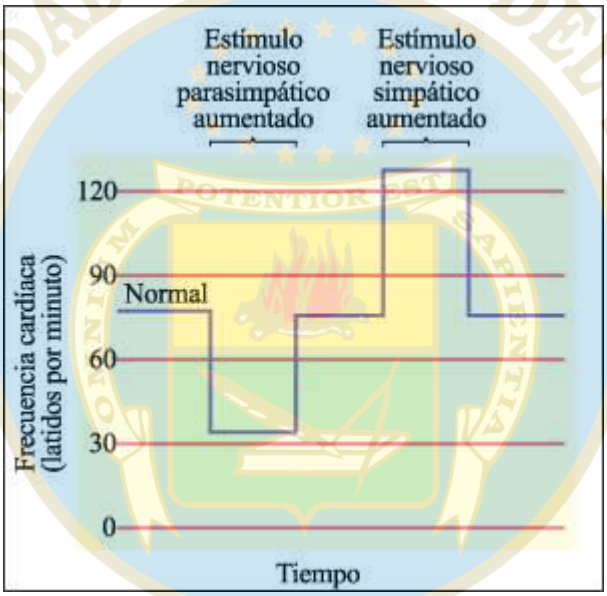
El latido de un corazón de mamífero está controlado por una región de tejido muscular de la aurícula derecha -el nódulo sinoauricular- que impone el ritmo de la frecuencia cardíaca actuando como un marcapasos. Algunos de los nervios que regulan al corazón tienen sus terminaciones en esta región. La excitación se extiende desde el marcapasos a través de las células musculares de la aurícula; así, ambas aurículas se contraen casi simultáneamente. Cuando la excitación alcanza el nódulo auriculoventricular, sus fibras de conducción pasan el estímulo al haz de His, y se contraen casi simultáneamente los ventrículos. Dado que las fibras del nódulo auriculoventricular conducen el estímulo con relativa lentitud, los ventrículos no se contraen hasta haberse completado el latido auricular.Cuando los impulsos del sistema de conducción viajan a través del corazón y producen su contracción, se genera una corriente eléctrica en su superficie. Esta corriente se transmite a los fluidos corporales y, desde allí, parte de ella alcanza la superficie del cuerpo. Esta

corriente puede ser registrada en un electrocardiograma que permite establecer la capacidad del corazón de iniciar y transmitir los impulsos.

En cada latido, el corazón eyecta un determinado volumen de sangre. El volumen total de sangre bombeada por el corazón por minuto se llama gasto cardíaco. El gasto cardíaco se relaciona con el volumen de sangre que el corazón es capaz de movilizar y, por lo tanto, con la cantidad de energía química necesaria para realizar ese trabajo y con el consumo de oxígeno necesario para disponer de esa energía química.

Un cambio del gasto cardíaco puede deberse a cambios de la frecuencia del latido, del volumen de eyección o a ambos. Frente a variaciones en las necesidades orgánicas de aporte sanguíneo a los tejidos (por ejemplo, durante el ejercicio), el gasto cardíaco puede modificarse por acción nerviosa, por acción de hormonas o por un control intrínseco del corazón ligado al retorno venoso.

La regulación nerviosa es ejercida por el sistema nervioso autónomo fundamentalmente a través de la modificación de la frecuencia de latido.



Regulación autónoma de la frecuencia de latido cardíaco.

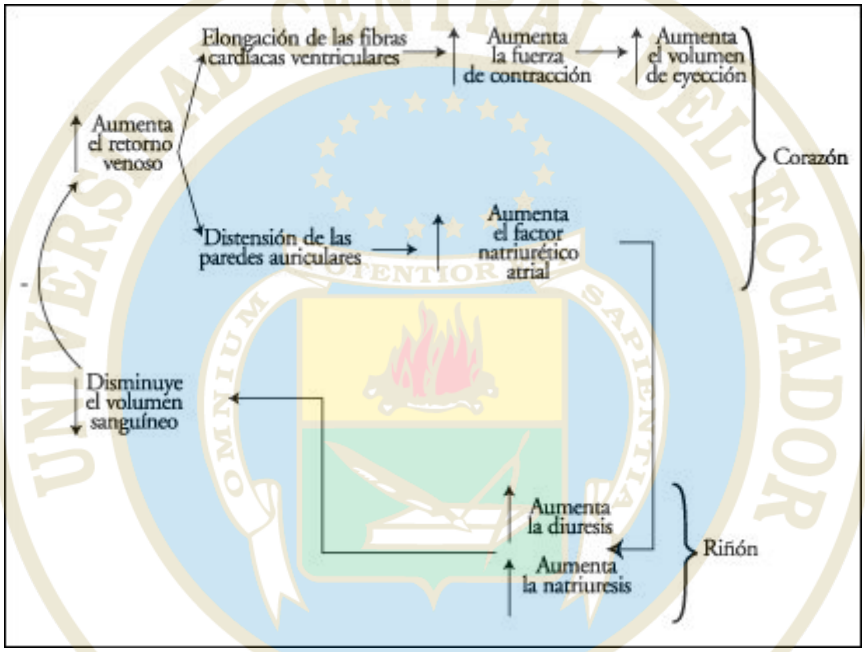
Finalmente, el corazón muestra una notable capacidad para autorregular la cantidad de sangre que eyecta, independientemente de factores nerviosos u hormonales.

Las fibras simpáticas estimulan el nódulo sinoauricular, mientras que las fibras parasimpáticas, contenidas en el nervio vago, lo inhiben. Como consecuencia, ante un aumento de la estimulación del sistema nervioso parasimpático, la fecuencia cardíaca disminuye y, ante un aumento de la estimulación del sistema nervioso simpático, la frecuencia cardíaca aumenta.

Los primeros estudios sobre el corazón se centraron en su función de bombeo. Sin embargo el corazón es también un órgano secretor de sustancias -hormonas y enzimas - que regulan su propio funcionamiento y el de otros órganos. Las sustancias secretadas por el corazón pueden tener efectos sobre las mismas células que la producen (acción autocrina), sobre las células vecinas (acción paracrina) o

sobre otros órganos (acción endocrina). Estas sustancias incluyen la angiotensina II, un péptido vasoconstrictor que proviene, a su vez, del clivaje de un precursor que cuando circula por la sangre y aumenta la presión sanguínea. Otra sustancia, el óxido nítrico, en el corazón, es sintetizado por las células endoteliales del sistema coronario. Su liberación afecta al músculo liso adyacente generando vasodilatación local, pero también incrementa la relajación del músculo cardíaco al actuar directamente sobre los miocitos vecinos: un claro ejemplo de regulación paracrina. Existe también una proteína, el factor natriurético atrial que se acumula en los miocitos en forma de una prohormona peptídica que, al ser clivada, da lugar a la hormona activa.

En el sistema cardiovascular, como consecuencia del aumento de la diuresis y la natriuresis, el volumen total de sangre disminuye y, por lo tanto, el retorno venoso y la presión arterial caen con lo que el gasto cardíaco se reduce. Estos mecanismos tienden a contrarrestar las causas que llevaron a la liberación de factor natriurético atrial y son un buen ejemplo de un proceso de retroalimentación negativa.



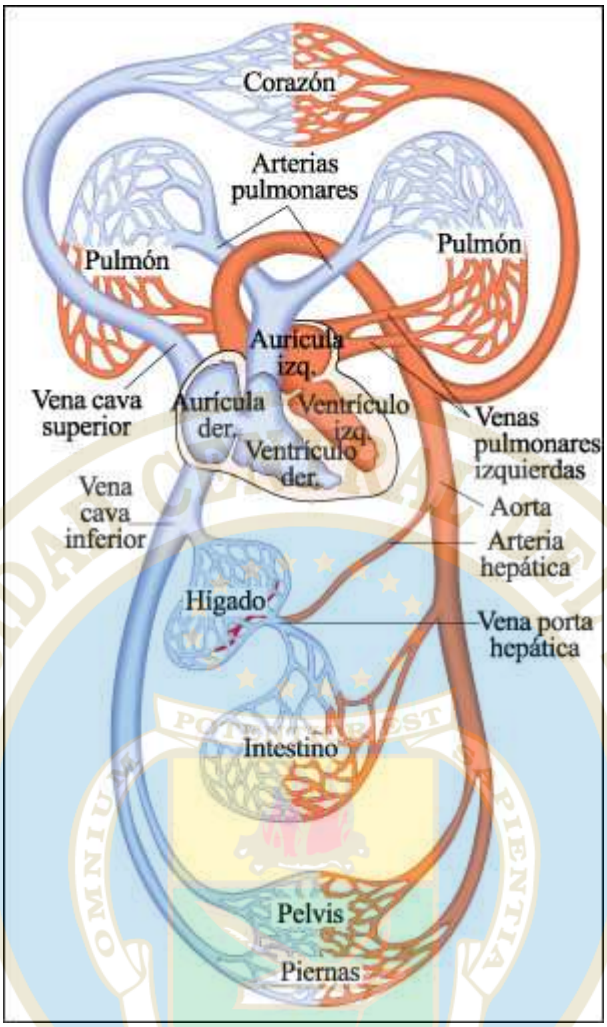
Uno de los mecanismos de acción del factor natriurético atrial.

La infusión de una cierta cantidad de suero puede provocar el aumento del retorno venoso al corazón. Como consecuencia, las paredes cardíacas se distienden por un aumento del volumen de sangre contenido en los ventrículos y las aurículas. La fuerza de contracción ventricular se incrementa (Ley de Starling) y también el volumen de eyección. El estiramiento de las paredes auriculares induce la secreción de factor natriurético atrial que viaja por el torrente sanguíneo hasta los riñones, donde provoca un aumento de la diuresis y la natriuresis. Estos dos últimos efectos tienden a disminuir el volumen de sangre y, en consecuencia, el retorno venoso que desencadenó el proceso descripto.

El circuito vascular

Hay dos circuitos principales en el sistema cardiovascular de un vertebrado que respira aire: el circuito pulmonar y el circuito sistémico. En los mamíferos y las aves, la tabicación completa entre el "corazón izquierdo y el derecho" tiene una

consecuencia importante: las presiones sanguíneas pueden ser diferentes en ambos circuitos.



Algunos de los circuitos principales del sistema cardiovascular humano.

La sangre oxigenada se muestra en rojo, y la desoxigenada en azul. Las porciones de los pulmones en las cuales ocurre el intercambio gaseoso son irrigadas por la circulación sistémica. La sangre que viaja a través de los capilares provee de oxígeno y de nutrientes a cada célula de estos tejidos y se lleva el dióxido de carbono y otros desechos. En las terminaciones venosas de los lechos capilares la sangre pasa a través de vénulas, luego a venas más grandes y finalmente retorna al corazón a través de las venas cavas superior o inferior.

La sangre es vertida desde el corazón en las arterias grandes, por las que viaja hasta llegar a arterias ramificadas más pequeñas; luego pasa a arterias aun más pequeñas -las arteriolas- y, finalmente, a redes de vasos mucho más pequeños, los capilares. Desde los capilares, la sangre pasa nuevamente a venas pequeñas de mayor diámetro -las vénulas-, luego a venas más grandes y, a través de ellas, retorna al corazón.

El circuito sistémico es mucho más grande. Muchas arterias principales que irrigan diferentes partes del cuerpo se ramifican a partir de la aorta cuando ésta abandona el ventrículo izquierdo. Las primeras dos ramas son las arterias coronarias derecha

e izquierda, que llevan sangre oxigenada al propio músculo cardíaco. Otra subdivisión importante de la circulación sistémica irriga el cerebro.

En el corazón humano, la sangre que retorna de la circulación sistémica a través de las venas cavas superior e inferior entra a la aurícula derecha y pasa al ventrículo derecho, que la impulsa a través de las arterias pulmonares hacia los pulmones, donde se oxigena. La sangre de los pulmones entra a la aurícula izquierda a través de las venas pulmonares, pasa al ventrículo izquierdo y luego es bombeada a través de la aorta a los tejidos del cuerpo.

Entre la circulación sistémica se incluyen varios sistemas porta, en los que la sangre fluye a través de dos lechos capilares distintos, conectados "en serie" por venas o por arterias, antes de entrar a las venas que retornan al corazón. Un ejemplo es el sistema porta hepático que permite que los productos de la digestión pueden ser procesados de modo directo por el hígado. Otros sistemas porta desempeñan papeles importantes en el procesamiento químico de la sangre en los riñones y en las funciones de la glándula hipófisis.

Presión sanguínea

Las contracciones de los ventrículos del corazón impulsan la sangre al interior de las arterias con fuerza considerable. La presión sanguínea es una medida de la fuerza por unidad de área con que la sangre empuja las paredes de los vasos sanguíneos.

La presión se genera por la acción de bombeo del corazón y cambia con la frecuencia y la fuerza de contracción. La elasticidad de las paredes arteriales y la resistencia que el sistema opone al paso de la sangre son algunos de los factores que desempeñan también papeles importantes para determinar la presión sanguínea.

El flujo sanguíneo (Q) puede definirse como el volumen de sangre (XV) que pasa por un determinado sector por unidad de tiempo (Xt).

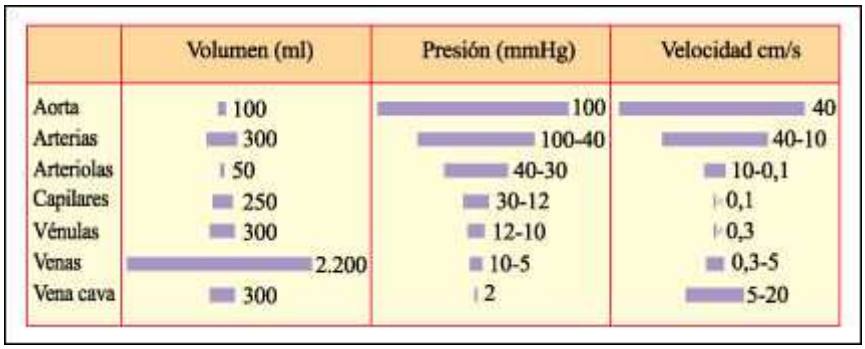
$Q=(XV / Xt)$

En general, si consideramos el paso de un fluido a través de un tubo, se comprueba que $Q=P/R$ donde P es la presión en el sistema y R es la resistencia al paso del fluido, en este caso, la sangre. Esta relación se denomina Ley de Poiselle.

La Ley de Poiselle nos permite deducir que si la presión es nula, no hay flujo sanguíneo. Además, la resistencia R depende, por una parte, de la viscosidad (m) de la sangre y, por otra, del radio (r) de los vasos (de acuerdo con la expresión: $R=8 \times L \times m/p \times r4$). Si consideramos la longitud del sistema cardiovascular L y la viscosidad de la sangre m como constantes, se puede deducir que pequeñas variaciones en el radio de los vasos sanguíneos provocan grandes cambios en R.

Esto es lo que efectivamente ocurre en el árbol vascular, donde el diámetro de las arteriolas que irrigan directamente a los capilares, puede alterarse por acción de los anillos de músculo liso de las paredes de los vasos. Estos músculos lisos reciben la influencia de los nervios autónomos, las hormonas adrenalina y noradrenalina (norepinefrina), y del óxido nítrico producido por el endotelio vascular, del factor natriurético atrial, y de otras hormonas o sustancias producidas localmente en los propios tejidos.

En las distintas partes del árbol vascular la cantidad de sangre contenida, su velocidad y presión son diferentes.



Volumen contenido, presión y velocidad de la sangre en cada sector del árbol vascular.

En la aorta y en las grandes arterias, las paredes arteriales deben soportar grandes presiones y velocidades. En los capilares, en cambio, las presiones y velocidades son bajas, lo que permite que se equilibren las concentraciones de solutos entre el plasma y el espacio intersticial. Nótese la gran cantidad de sangre contenida en las venas: en ciertas condiciones como el ejercicio, esta cantidad puede disminuir e incrementarse el retorno venoso.

Cuando la sangre fluye a través del circuito vascular, su presión cae gradualmente como consecuencia de la amortiguación causada por el retroceso de las paredes arteriales elásticas y por la resistencia de las arteriolas y capilares. La presión es más elevada en la aorta y en otras arterias sistémicas grandes, mucho menor en las venas, y es la más baja en la aurícula derecha.

Las venas, con sus paredes delgadas y sus diámetros relativamente grandes, ofrecen poca resistencia al flujo, haciendo posible el movimiento de retorno de la sangre al corazón, a pesar de su baja presión. Las válvulas de las venas evitan el reflujo. El regreso de la sangre al corazón (retorno venoso) es intensificado por las contracciones de músculos esqueléticos.

La actividad de los nervios que controlan al músculo liso de los vasos sanguíneos, junto con la actividad nerviosa que regula el ritmo cardíaco y la potencia del latido están coordinadas por el llamado centro de regulación cardiovascular.

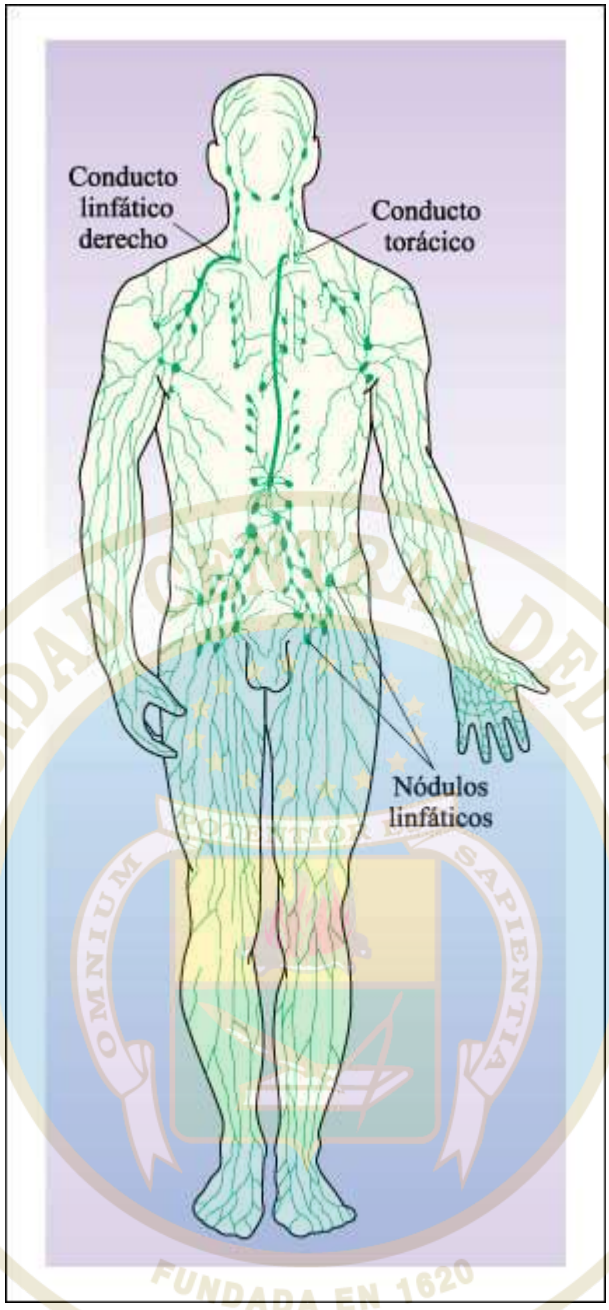
Este centro está localizado en el bulbo y controla a los nervios simpáticos y parasimpáticos que van al corazón, así como a los nervios simpáticos de la musculatura lisa de las arteriolas. Este control tiende a mantener en equilibrio los factores que regulan la circulación de la sangre. Los barorreceptores (o presorreceptores) son sensibles al estiramiento que se produce en las paredes de los vasos sanguíneos como consecuencia de las diferentes presiones sanguíneas en su interior. Se encuentran en las arterias carótidas, la aorta, las venas cavas y el corazón. En las mismas áreas que los barorreceptores se ubican también los quimiorreceptores, que son sensibles a cambios en el contenido de oxígeno y dióxido de carbono de la sangre, así como a variaciones en su pH. El centro de regulación cardiovascular recibe e integra información a partir de los dos tipos de receptores y desencadena una respuesta de tipo refleja. Los órganos efectores del reflejo son el corazón y los vasos sanguíneos. Esta respuesta tiende a normalizar las alteraciones de la presión sanguínea así como las de contenido de oxígeno, de dióxido de carbono y de pH e involucra usualmente mecanismos de control por retroalimentación negativa.

El sistema linfático

En condiciones normales, no todo el líquido plasmático filtrado desde los capilares hacia el espacio intersticial vuelve a recuperarse en el sistema venoso por efecto de la presión oncótica. Este excedente de líquido es drenado para retornar al sistema circulatorio. En los vertebrados superiores, los fluidos y algunas proteínas perdidas por la sangre en los tejidos son recolectados por el sistema linfático que los lleva nuevamente al torrente sanguíneo.

El sistema linfático humano está formado por una red de vasos linfáticos y nódulos linfáticos. La linfa reingresa en el torrente sanguíneo a través del conducto torácico, que se vacía en la vena subclavia izquierda y, a través del conducto linfático derecho, que se vacía en la vena subclavia derecha. Estas dos venas se vacían en la vena cava superior.

El sistema linfático tiene algunas similitudes con el sistema venoso, pues consiste en una red interconectada de vasos que son progresivamente más grandes. Los vasos más grandes presentan una capa de músculo liso que les permite contraerse y un sistema de válvulas que asegura el tránsito en un solo sentido del líquido. Los vasos más pequeños no tienen pared muscular y se asemejan a los capilares a través de los cuales circula la sangre.



El sistema linfático humano.

Los capilares linfáticos, sin embargo, son conductos ciegos que se abren en el espacio intercelular y no forman parte de un circuito continuo. El fluido intersticial se infiltra en los capilares linfáticos, desde los cuales viaja a conductos más grandes que se vacían en dos venas que a su vez se vacían en la vena cava superior. El fluido llevado en el sistema linfático se conoce como linfa. La concentración iónica de la linfa es similar a la del plasma, pero su concentración en proteínas es menor. En la linfa se transportan al torrente sanguíneo las grasas absorbidas del tubo digestivo.

Algunos vertebrados no mamíferos tienen "corazones linfáticos", capaces de propulsar la linfa. En los mamíferos, la linfa se mueve por la contracción de los vasos linfáticos y por la acción de los músculos del cuerpo.

La cantidad diaria de linfa volcada en el sistema venoso es de 2 a 4 litros, mucho menor que los 7.000 litros diarios que pasan por la circulación sistémica. Sin embargo, esta circulación permite la recuperación de alrededor de 200 gramos diarios de proteínas que, de otra manera, hubieran quedado retenidas en el intersticio.

Los nódulos o ganglios linfáticos, que son una masa de tejido esponjoso, están distribuidos en todo el sistema linfático. Tienen dos funciones: son los sitios de proliferación de los linfocitos, glóbulos blancos especializados que son efectores de la respuesta inmune, y eliminan los restos celulares y las partículas extrañas de la linfa antes de que penetren en la sangre. La remoción de los desechos químicos, sin embargo, requiere del procesamiento de la propia sangre; esta función es desempeñada por los riñones.



Capítulo 43. Homeostasis I: excreción y balance de agua

La homeostasis -el mantenimiento de un medio interno constante- es el resultado de una variedad de procesos dentro del cuerpo de un animal. Una de las funciones homeostásicas más críticas es la regulación de la composición química de los fluidos corporales. Esta función, en los vertebrados, es llevada a cabo primariamente por los riñones.

El mantenimiento del balance hídrico implica igualar la ganancia y la pérdida de agua. La principal fuente de ganancia de agua en la mayoría de los mamíferos se encuentra en la dieta; también se forma agua como resultado de la oxidación de las moléculas de nutrientes. Se pierde agua en las heces y en la orina, por la respiración y a través de la piel. Aunque la cantidad de agua absorbida y eliminada puede variar notablemente de un animal a otro y también de un momento a otro en el mismo animal, el volumen de agua del cuerpo permanece constante. Los principales compartimientos acuíferos del cuerpo son el plasma, los fluidos intersticiales (incluyendo a la linfa), y los fluidos intracelulares. El principal factor que determina el intercambio de agua entre los compartimientos del cuerpo es el potencial osmótico.

La unidad funcional del riñón es el nefrón. Cada nefrón está formado por un túbulo largo, unido a un bulbo cerrado -la cápsula de Bowman -, que contiene un racimo de capilares retorcidos, el glomérulo. Cuando el filtrado efectúa su largo viaje a través del nefrón, las células del túbulo renal reabsorben selectivamente moléculas del filtrado y secretan otras moléculas en él. El exceso de agua y los productos de desecho son excretados del cuerpo como orina. La conservación de agua en los mamíferos es posible por la capacidad de excretar una orina que es hipertónica en relación con la sangre a través del asa de Henle . La función del nefrón es influida por hormonas.

Regulación del medio químico

Los animales contienen aproximadamente un 70% agua. Alrededor de dos tercios de esta agua se encuentra dentro de las células; el tercio restante se encuentra en el líquido extracelular que rodea, baña y nutre a las células. Así, el fluido extracelular es para las células del cuerpo de un animal como el mar para los organismos unicelulares. La regulación de la composición del plasma es un factor clave en el mantenimiento del medio químico en todo el cuerpo de un vertebrado.

Esta función, que en los vertebrados es llevada a cabo primariamente por los riñones, implica:

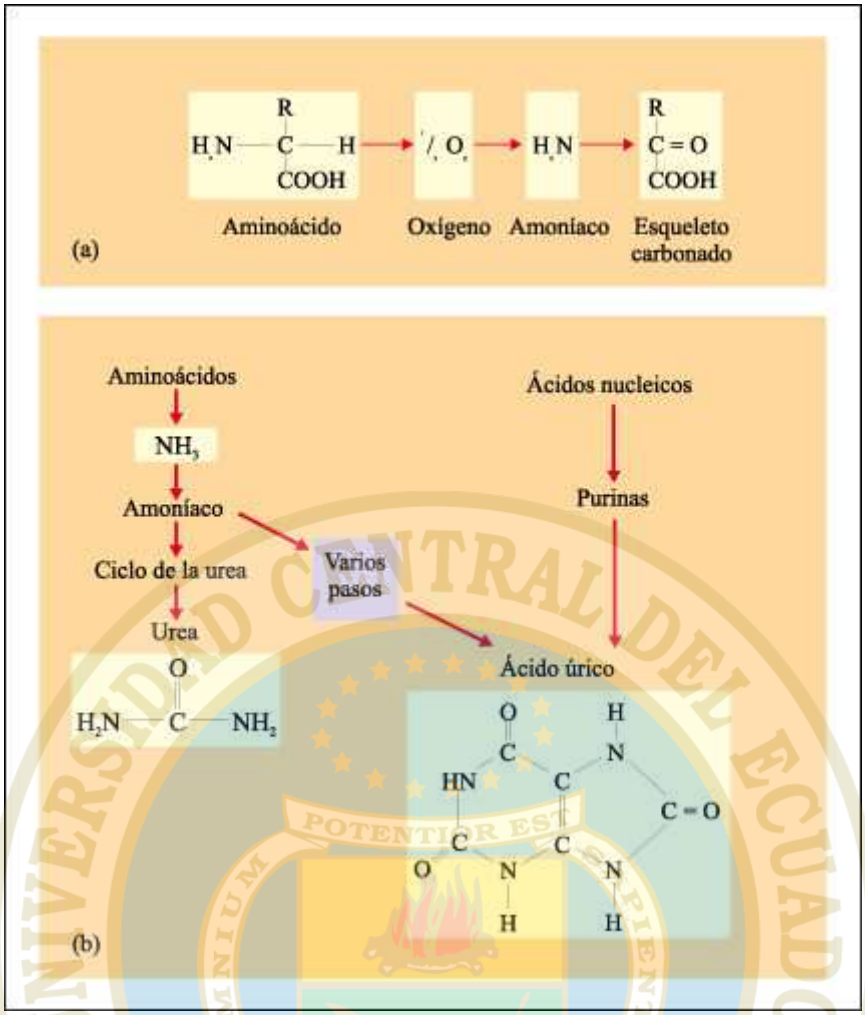
1. la excreción de productos de desecho tóxicos, especialmente los compuestos nitrogenados producidos por la degradación de los aminoácidos,
2. el control de los niveles de iones y otros solutos en los fluidos corporales y
3. el mantenimiento del balance hídrico.

La sangre puede funcionar como un eficiente medio de suministros y de "limpieza" debido a que los desechos celulares continuamente son eliminados de ella por medio de la excreción. La excreción de sustancias desde el torrente sanguíneo es un proceso muy selectivo de control, análisis, selección y rechazo.

En muchos invertebrados y en todos los vertebrados, la composición de la sangre y, por lo tanto, del medio químico interno, es regulada en gran medida por órganos excretores especiales. Estos órganos incluyen los protenefridios de las planarias, los metanefridios de los moluscos y anélidos, los túbulos de Malpighi de los insectos y los riñones de los vertebrados. Sin embargo, los procesos de secreción y reabsorción selectiva que se desarrollan en los tubos excretores son comunes a todos ellos: excepto en la etapa inicial del proceso.

Los animales que viven en agua salada, agua dulce y ambientes terrestres mantienen la composición de los fluidos corporales por diferentes mecanismos. Los animales terrestres generalmente necesitan conservar agua.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
FUNDADA EN 1620
QUITO



Degradación de los aminoácidos.

a) El primer paso en la degradación de los aminoácidos es la desaminación, es decir, la eliminación del grupo amino. Los productos de reacción son el amoníaco y un esqueleto de carbono que puede ser, a su vez, degradado y proporcionar así energía o ser convertido en azúcar o grasa. b) A partir del amoníaco, se produce urea en los mamíferos y ácido úrico en las aves, reptiles terrestres e insectos.

Los principales productos metabólicos de desecho que vierten las células al torrente sanguíneo son dióxido de carbono y compuestos nitrogenados, en particular amoníaco producidos por la degradación de aminoácidos. El dióxido de carbono difunde desde el interior del cuerpo hacia el medio externo a través de las superficies respiratorias. En los animales acuáticos simples, el amoníaco también pasa por difusión desde el cuerpo hacia el agua circundante. El amoníaco es altamente tóxico, aun en bajas concentraciones y en animales acuáticos más complejos -y en todos los animales terrestres- no es posible la difusión rápida de amoníaco desde las células al medio externo.

Existe un mecanismo por el que esta sustancia es convertida en alguna sustancia no tóxica que puede ser transportada en forma segura dentro del cuerpo hasta los órganos de excreción.

Todas las aves, reptiles terrestres e insectos convierten sus desechos nitrogenados en cristales o sales de ácido úrico, un producto que necesita muy poco agua para

ser excretado. En los mamíferos, el amoníaco resultante del procesamiento de los desechos nitrogenados se convierte rápidamente en el hígado en urea que difunde al torrente sanguíneo.

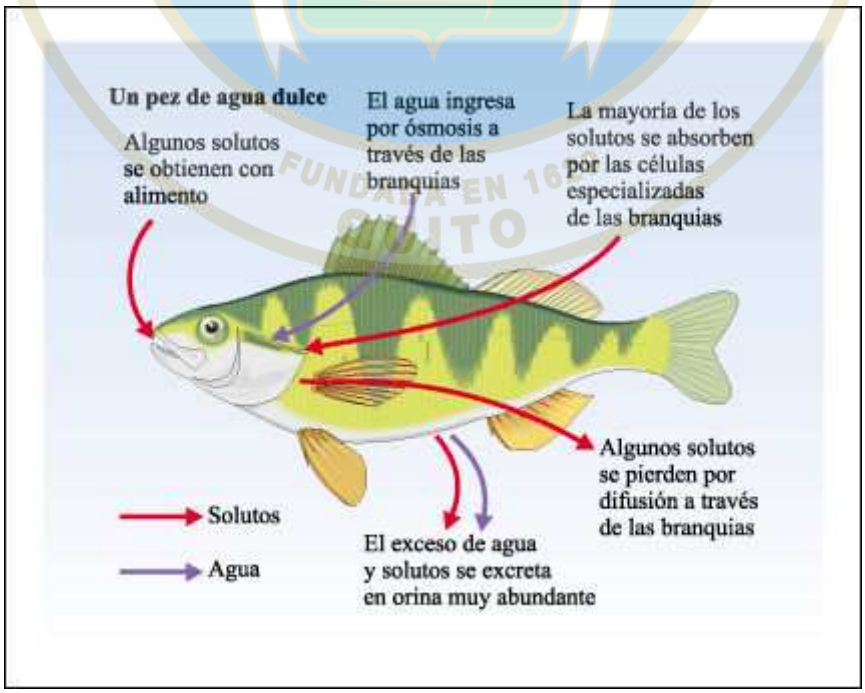
La urea es un compuesto relativamente no tóxico que es llevado luego a los riñones. Sin embargo, a diferencia del ácido úrico, tiene que disolverse en cierta cantidad de agua antes de su excreción.

La excreción es un proceso altamente selectivo. Aunque los riñones tienen una función excretora, es más correcto considerarlos órganos reguladores. La regulación química no sólo implica la retención de moléculas de nutrientes tales como la glucosa y los aminoácidos, sino también el mantenimiento de concentraciones cuidadosamente controladas de los iones. Iones tales como el Na+, K+, H+, Mg2+, Ca2+ y HCO3- desempeñan papeles vitales en el mantenimiento de la estructura de las proteínas, de la permeabilidad de la membrana plasmática y del pH sanguíneo, así como en la propagación del impulso nervioso y en la contracción de los músculos.

Balance hídrico

El balance del agua es un problema común del que no escapa ningún ser vivo. El agua es esencial para la vida. En ciertos ambientes tiende a perderse con demasiada facilidad y en otros tiende a ingresar dentro de los organismos hasta un punto en el que puede peligrar la vida.

El agua se mueve de un lugar a otro por ósmosis a causa de una diferencia de potencial osmótico. Los organismos más primitivos probablemente tenían una composición de sales y minerales muy semejante a la del ambiente en el cual vivían y eran, seguramente isotónicos, de modo que el agua no tendía a entrar ni a salir del cuerpo de estos organismos por ósmosis. En algún momento, ciertos organismos se trasladaron al agua dulce (un medio hipotónico) y debieron afrontar el problema de que el agua dulce tendía a penetrar en sus cuerpos.



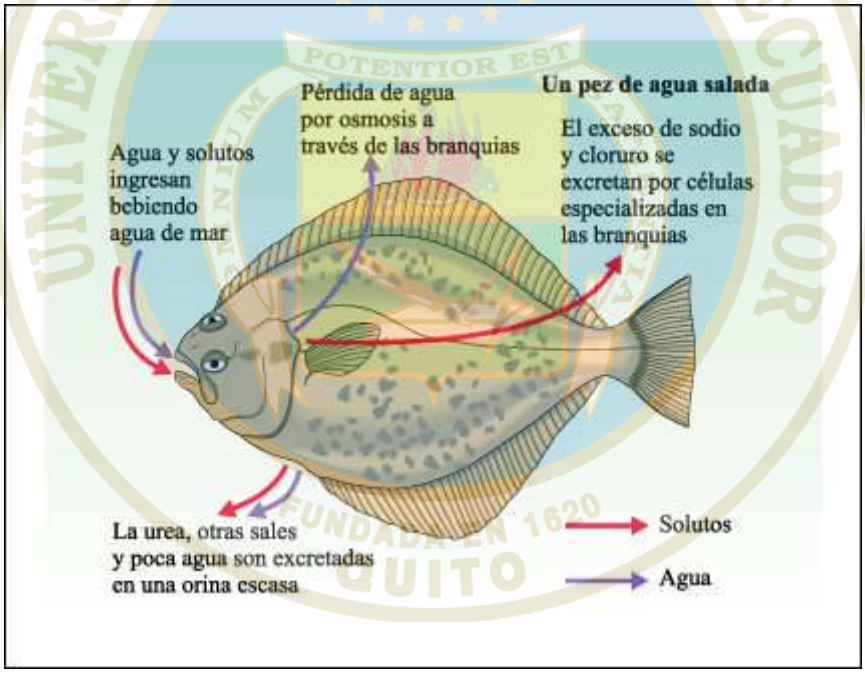
Vías por las cuales el agua y los solutos se ganan y se pierden en un pez de agua dulce.

Dado que los fluidos corporales son hipertónicos respecto al medio exterior, el agua tiende a entrar al cuerpo del pez por ósmosis, a través del epitelio branquial. El exceso de agua es eliminado del cuerpo por los riñones y excretada en la orina, que está mucho más diluida que los fluidos corporales. Aunque los riñones reabsorben el grueso de los solutos esenciales, algunos se pierden, no obstante, en la orina y otros abandonan el cuerpo por difusión, a través de las branquias. Estos solutos son reemplazados principalmente por la acción de células especializadas en la absorción de sales que se encuentran en las branquias y, en menor grado, por la dieta.

Cuando algunos peces se trasladaron a los mares se enfrentaron con la posible pérdida de agua hacia el medio ambiente, principalmente por ósmosis a través de las superficies respiratorias de las branquias.

Algunos peces mantienen los fluidos corporales con una concentración de sales similar a la de las aguas oceánicas que los rodean. El exceso de sales se secreta principalmente por medio de una glándula rectal.

Los peces óseos tienen fluidos corporales hipotónicos con respecto al medio marino y estarían en peligro constante de perder tanta agua que sus células podrían morir deshidratadas.



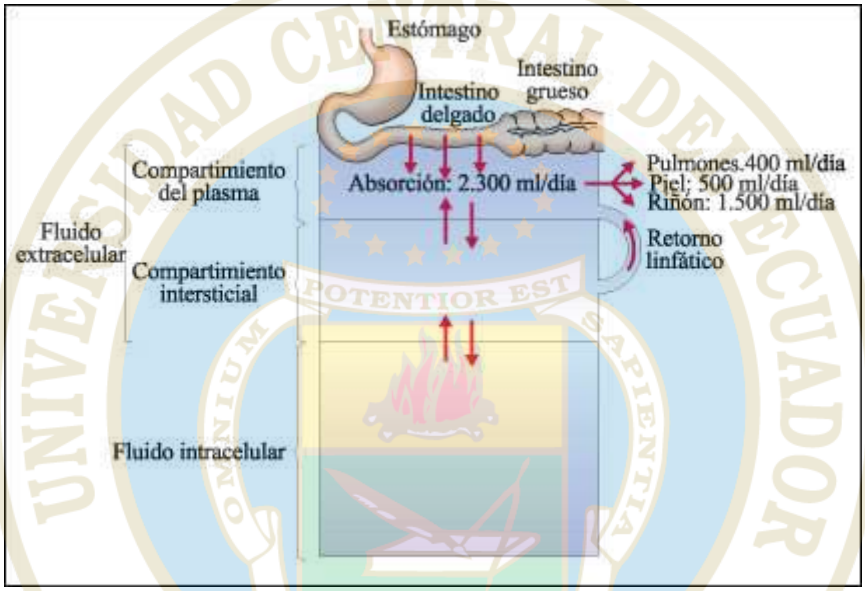
Vías por las cuales el agua y los solutos se ganan y se pierden en un pez óseo marino.

Como los fluidos corporales son hipotónicos con respecto al medio externo, el agua deja el cuerpo del pez por ósmosis, a través de las branquias. También se pierde agua en la orina en la que se disuelve la urea eliminada de la sangre por los riñones. El pez mantiene sus niveles de fluidos internos bebiendo agua de mar, que contiene solutos. Los iones sodio y cloruro en exceso se eliminan de la sangre y se excretan por acción de células branquiales especializadas; los iones magnesio y sulfato son eliminados por los riñones y excretados en la orina.

Dado que los animales terrestres no siempre tienen un fácil acceso al agua dulce o salada, regulan el contenido de agua de otras maneras, equilibrando las ganancias y las pérdidas. Ganan agua bebiendo líquidos, comiendo alimentos que contienen agua y en el producto final de ciertas reacciones metabólicas, como los procesos oxidativos que ocurren en las mitocondrias. Algunos animales pueden obtener toda el agua necesaria de su alimento y de la oxidación de las moléculas de nutrientes y, por lo tanto, no requieren líquidos.

El agua se pierde desde los pulmones en forma de aire húmedo exhalado, por evaporación en la piel, por eliminación con las heces y por medio de la orina.

El cuerpo de los vertebrados tiene tres compartimientos hídricos principales: 1) el plasma, 2) el líquido intersticial y la linfa y 3) el fluido intracelular, el fluido existente dentro de las células. El agua se mueve constantemente de un compartimiento a otro.



Los compartimientos de fluidos del cuerpo humano, mostrando las principales rutas de intercambio entre ellos.

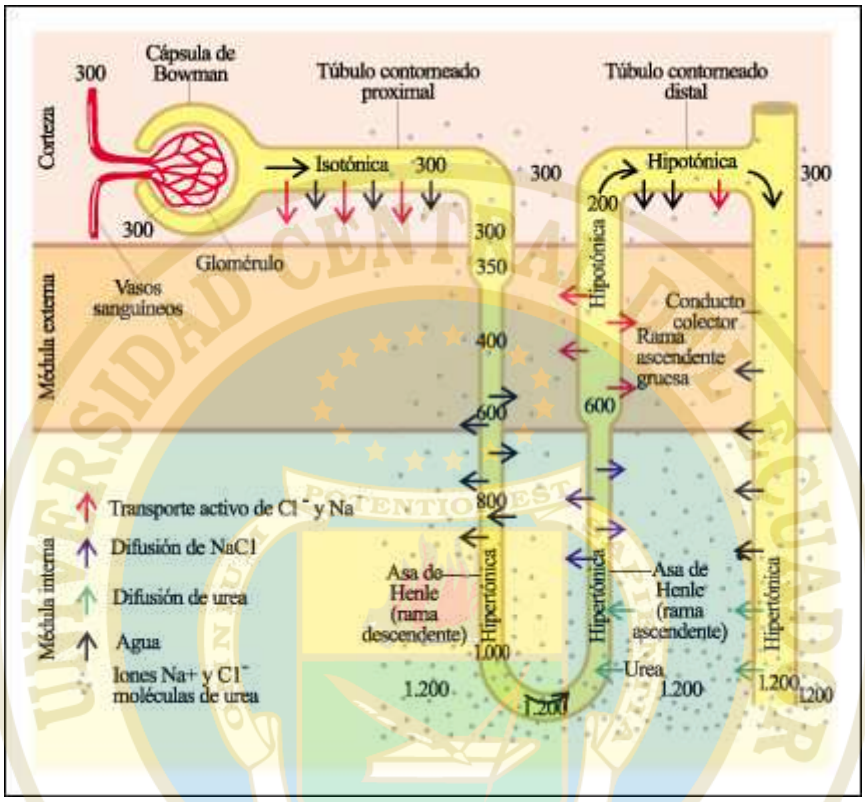
El fluido intersticial forma el ambiente en el cual las células del cuerpo viven y se multiplican. Las flechas indican intercambios entre varios compartimientos. Un volumen plasmático relativamente constante es de importancia extrema en el mantenimiento de la presión sanguínea estable y en el funcionamiento cardíaco normal.

Diversos factores afectan el movimiento de agua entre los compartimientos. La deshidratación y funcionamientos fisiológicos defectuosos llevan a la acumulación de fluidos intersticiales.

El riñón

En los vertebrados, las funciones complejas que actúan en la regulación de la composición química de los fluidos corporales son llevadas a cabo principalmente por el riñón. Los vertebrados tienen dos riñones. La unidad funcional del riñón es el nefrón. Cada nefrón está formado por un túbulo largo, unido a un bulbo cerrado -la cápsula de Bowman -, que contiene un racimo de capilares retorcidos, el glomérulo. La sangre que entra al glomérulo está bajo suficiente presión para forzar al plasma

a atravesar las paredes capilares y entrar en la cápsula de Bowman. Las proteínas más grandes no atraviesan estas paredes. Cuando el filtrado efectúa su largo viaje a través del nefrón, las células del túbulo renal reabsorben selectivamente moléculas del filtrado y secretan otras moléculas en él. La glucosa, los aminoácidos, la mayoría de los iones y una gran cantidad de agua son devueltos a la sangre a través de los capilares peritubulares. El exceso de agua y los productos de desecho, incluida aproximadamente la mitad de la urea presente en el filtrado original, son excretados del cuerpo como orina. Así, la formación de orina involucra la filtración, la secreción,la reabsorción y la excreción.



Formación de orina hipertónica en el nefrón humano.

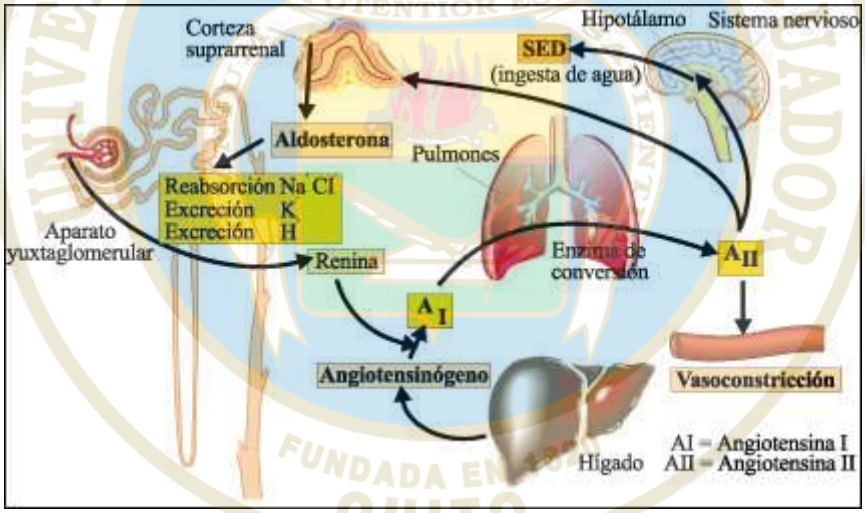
El filtrado que entra en el túbulo contorneado proximal es isotónico con respecto al plasma sanguíneo. Los iones sodio son bombeados desde el túbulo hacia afuera, y los iones cloruro los siguen pasivamente. Así, el filtrado permanece isotónico porque el agua también se mueve hacia afuera por ósmosis.

Cuando el filtrado desciende por el asa de Henle se va concentrando a medida que el agua se mueve por ósmosis hacia la zona circundante de alta concentración de solutos. Esta alta concentración se genera por la acción de las células de la pared de la rama ascendente gruesa del asa de Henle, que bombean hacia el intersticio iones sodio y cloruro, y por la difusión de la urea hacia afuera de la porción inferior del conducto colector -fenómeno que se intensifica en presencia de la hormona antidiurética (ADH)-. Dado que la pared de la rama ascendente del asa es impermeable al agua, el filtrado se vuelve cada vez menos concentrado a medida que el cloruro de sodio es bombeado hacia afuera. En el momento en que alcanza el túbulo contorneado distal, es hipotónico con respecto al plasma sanguíneo y permanece hipotónico a lo largo de todo el túbulo distal. Luego el filtrado desciende por el conducto colector, atravesando una vez más la zona de alta concentración de soluto.

Desde este punto en adelante, la concentración de la orina depende de la presencia de ADH. Si no hay ADH presente, la pared del conducto colector no es permeable al agua, no se elimina agua adicional y se excreta una orina menos concentrada. Si hay ADH presente, las células del conducto colector son permeables al agua, que se mueve por ósmosis hacia el fluido que lo rodea, como se muestra en el diagrama. En este caso, una orina concentrada (hipertónica) desciende a lo largo del conducto hacia la pelvis renal, el uréter, la vejiga y finalmente hacia afuera, por la uretra. La concentración de 1.200 miliosmoles se produce en una concentración de ADH máxima.

La conservación de agua en los mamíferos es posible por la capacidad de excretar una orina que es hipertónica en relación con la sangre. El asa de Henle es la porción del nefrón de los mamíferos que hace posible esto.

La función del nefrón es influida por hormonas, principalmente la hormona antidiurética (ADH), producida por el hipotálamo y liberada por la glándula hipófisis; la aldosterona, una hormona de la corteza suprarrenal y el factor natriurético atrial liberado por las aurículas del corazón. La ADH aumenta el retorno de agua a la sangre y disminuye así la pérdida de agua. La aldosterona incrementa la reabsorción de iones sodio y de agua y la secreción de iones potasio. La producción de aldosterona es controlada por un circuito de retroalimentació negativa complejo que involucra niveles de iones potasio en el torrente sanguíneo y procesos iniciados en los propios riñones. A este circuito se lo conoce como sistema renina-angiotensina-aldosterona.



Sistema renina-angiotensina- aldosterona.

La disminución en el aporte de sangre al riñón y la caída consecuente de la presión sanguínea a nivel del glomérulo; la disminución de la concentración plasmática de sodio y del contenido de sodio en el túbulo contorneado distal, y la activación del sistema nerviososon todos estímulos que activan este sistema. Se libera entonces el péptido renina por parte del aparato yuxtaglomerular. La renina circulante actúa sobre el angiotensinógeno (de origen hepático) y produce el péptido angiotensina I (A I).

La angiotensina I es convertida, a su vez, en angiotensina II (A II), la forma activa, por acción de otra enzima -la enzima de conversión- a nivel renal y pulmonar. Esta hormona -la angiotensina II- es un poderoso vasoconstrictor periférico que, además, estimula la secreción de aldosterona por parte de la corteza de la glándula

suprarrenal. Otro importante estímulo para la secreción de esta hormona es un aumento en la concentración plasmática de potasio, que es sensada directamente a nivel suprarrenal.

El factor natriurético atrial inhibe la reabsorción de iones sodio y de agua. Todas estas hormonas desempeñan un papel en la regulación de la presión sanguínea así como del volumen sanguíneo.



Capítulo 44. Homeostasis II: la regulación de la temperatura

La vida puede existir solamente dentro de una gama de temperaturas muy estrecha, desde aproximadamente 0° C hasta 50° C, con pocas excepciones. Los animales buscan ambientes con temperaturas adecuadas o bien crean ambientes internos adecuados. El mantenimiento de una temperatura constante depende del equilibrio entre la ganancia y la pérdida de calor. Las dos fuentes primarias de ganancia de calor son la energía radiante del Sol y el metabolismo celular. Se pierde calor por conducción -lo cual, en los fluidos, es ayudado por la convección- a través, de la evaporación y a través de la radiación.

En el lenguaje común, los animales frecuentemente se caracterizan como de sangre fría o de sangre caliente. Pero ¿cuál es la temperatura límite que permite separar a los animales de sangre caliente de los de sangre fría? Evidentemente, esta clasificación presenta una dificultad. Los términos poiquilotermo y homeotermo también pueden resultar ambiguos. Poiquilotermo es un animal con temperatura corporal variable, mientras que un homeotermo mantiene la temperatura del cuerpo constante. Se considera que la mayoría de los mamíferos y aves que conocemos son homeotermos, pero ¿qué pasa con un pez que vive en las profundidades del océano donde la temperatura del agua es constante y similar a la temperatura del cuerpo?

Ante las posibles confusiones generadas por términos ambiguos, se definieron los términos ectotermo y endotermo para describir el comportamiento térmico de un organismo. Estos términos hacen referencia a la fuente generadora de calor que bien puede ser externa o estar dentro del organismo.

Los ectotermos acuáticos y terrestres son víctimas de los cambios de temperatura del ambiente. La mayoría de los ectotermos acuáticos no pueden regular su temperatura y mantienen una temperatura corporal que es igual a la temperatura del medio acuoso externo; en ese caso, se los considera poiquilotermos. Por el contrario, los ectotermos terrestres, como los reptiles, regulan su temperatura corporal controlando la cantidad de calor que captan del exterior.

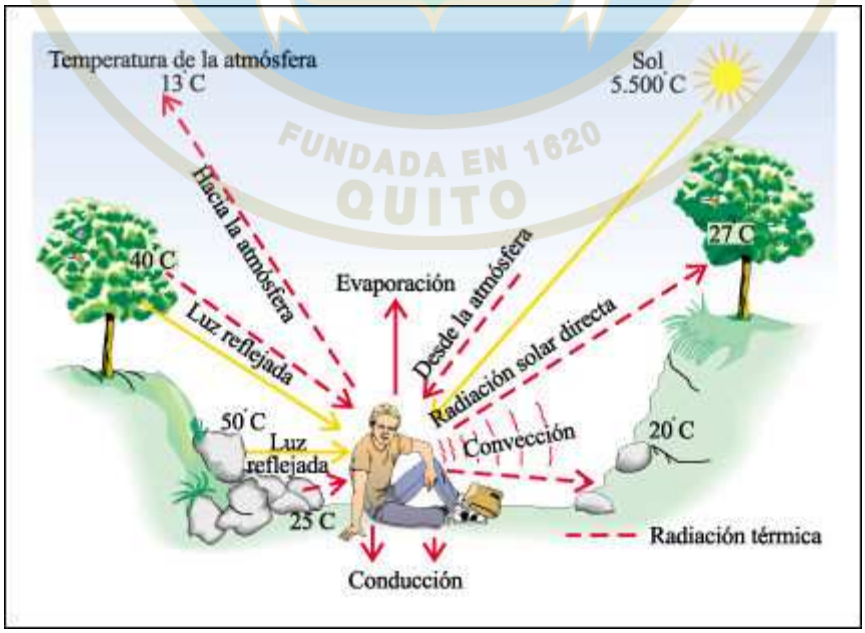
Los endotermos producen calor en forma endógena y esto permite la regulación precisa de la temperatura corporal. Esa es la razón principal por la que la mayoría de los endotermos son buenos homeotermos, es decir, que mantienen la temperatura corporal relativamente constante a pesar de las fluctuaciones de la temperatura ambiente.

Principios de balance calórico

El balance de calor requiere que la pérdida y ganancia neta de calor en un animal sean iguales. Para los animales, como para todos los otros organismos vivos, hay dos fuentes primarias de calor: la energía radiante del Sol y las reacciones químicas que ocurren dentro de las células. Sin embargo, el calor del cuerpo puede perderse por varios mecanismos diferentes.

De acuerdo con la segunda ley de la termodinámica, el calor es transferido desde un cuerpo más caliente a un cuerpo más frío. Si los dos cuerpos están en contacto físico, el calor se transmite por conducción. El agua es un excelente conductor de calor, mientras que el aire es un conductor pobre. La pérdida de calor por conducción siempre es influida por la convección, el movimiento de aire o agua en forma de corrientes. La grasa, al igual que el aire, es un conductor de calor pobre, y ambos pueden servir como aislantes. Muchos animales están típicamente aislados por medio de su pelaje o sus plumas -que atrapan el aire cercano al cuerpo- o por su grasa.

Otra vía para la pérdida de calor es la evaporación. Cada vez que un gramo de agua cambia de líquido a gas, se lleva consigo más de 500 calorías. Muchos organismos, incluidos los humanos, se valen de esta propiedad del agua que constituye un medio de ajuste rápido del balance calórico. La radiación, la transferencia de energía por medio de ondas electromagnéticas en ausencia de contacto directo, es una ruta no sólo para la ganancia, sino también para la pérdida de calor. En general, la energía térmica que incide sobre un objeto se absorbe como calor, o se refleja. Los objetos oscuros absorben más calor que los de color claro.



Intercambios de calor entre un mamífero y su ambiente.

La temperatura interna del cuerpo del hombre es 37° C. La temperatura del aire es 30° C si no hay corrientes de aire.

Independientemente del mecanismo, el calor se transfiere hacia adentro o hacia afuera de cualquier objeto, animado o inanimado, a través de su superficie. Así, la transferencia de calor, al igual que la difusión de oxígeno y dióxido de carbono a través de la superficie respiratoria, es proporcional al área superficial expuesta. Mantener una temperatura corporal constante es mucho más difícil para un animal pequeño que para un animal grande.

Patrones de regulación térmica

Los términos endotermo y ectotermo hacen referencia a la fuente generadora de calor de un animal. Así, un ectotermo es un animal cuya temperatura es controlada, principalmente, por una fuente externa de calor, y su capacidad de generar calor metabólico es insignificante. Ejemplos típicos de animales ectotérmicos son los reptiles, los anfibios, los peces y los invertebrados. Los mamíferos, las aves y muy pocas especies de reptiles, peces e insectos son endotermos. En ellos, la fuente principal de producción de calor es interna, y se debe principalmente al alto metabolismo oxidativo. Las divisiones entre endotermia y ectotermia -o entre homeotermia y poiquilotermia- representan extremos ideales y que rara vez se encuentran en la naturaleza. Muchos endotermos mantienen su temperatura constante cuando las temperaturas del ambiente permiten esta estrategia o cuando la disponibilidad de comida es alta, pero su temperatura corporal baja rápidamente cuando las condiciones externas empeoran.Otros animales nunca alcanzan la homeotermia, pero producen suficiente calor metabólico como para elevar la temperatura corporal por sobre la del medio ambiente.

Ectotermos

Los ectotermos acuáticos y terrestres se enfrentan con problemas diferentes. Están rodeados por una gran masa de agua que tiene una gran capacidad para absorber y conducir el calor; esto limita severamente la regulación de la temperatura corporal de estos anuimales. Aunque los procesos metabólicos de estos animales generan calor, por lo general éste es mucho menor que la cantidad generada por un endotermo típico, y además, se disipa rápidamente, aun en los animales grandes. Una gran proporción de este calor se pierde por las branquias.

Las grandes masas de agua mantienen una temperatura muy estable. En las masas de agua más pequeñas, donde ocurren los cambios de temperatura más grandes, los peces buscan un nivel de temperatura óptima en el que mejor se desarrollen sus procesos metabólicos pero pueden ser víctimas de cualquier cambio rápido y drástico en la temperatura del medio acuático.

Las temperaturas en tierra firme, en contraste con las del agua, pueden variar mucho. Así, la regulación de la temperatura, al igual que la conservación del agua, constituye un problema para los animales terrestres. Por otro lado, el aire tiene una menor conductividad térmica y capacidad calorífica que el agua, lo cual permite a los ectotermos terrestres mantener una temperatura diferente a la del medio ambiente.

Los reptiles son capaces de mantener temperaturas corporales notablemente estables durante sus horas de actividad, variando la cantidad de radiación solar que

absorben. Orientando sus cuerpos de modo de exponer la máxima superficie a la radiación solar, pueden calentarse rápidamente y cambiando frecuentemente de posición y así, son capaces de mantener su temperatura dentro de una gama muy estrecha mientras brille el Sol.



Un reptil del desierto que, sobrecalentado por el Sol levanta su cuerpo de modo que el aire circule por debajo suyo y, así, lo enfríe.

Como el metabolismo depende de la temperatura, cuando no están expuestos al Sol, sus temperaturas corporales caen y se inhiben los procesos metabólicos. Como resultado de esto, se vuelven muy lentos en sus movimientos y, para no quedar expuestos a los depredadores, buscan refugio.

Muchos ectotermos tanto acuáticos como terrestres pueden sobrevivir e incluso funcionar normalmente a bajas temperaturas. Cuando el tejido se congela, la formación y el crecimiento de cristales de hielo rompe las células. Varios ectotermos, como los artrópodos polares, poseen mecanismos que previenen el congelamiento de sus tejidos: pueden aumentar la concentración de sustancias de sus fluidos de manera de disminuir la temperatura a la cual se congelan (depresión osmótica del punto de congelamiento). Otra estrategia consiste en permitir que los fluidos se superenfríen, es decir, que se mantengan líquidos a temperaturas por debajo de su punto de congelamiento.

Por otra parte, un ectotermo terrestre puede responder a temperaturas ambientales elevadas previniendo o reduciendo el aumento de la temperatura corporal mediante el enfriamiento por evaporación. Pero esto trae el problema de la pérdida de agua que diferentes animales "resuelven" de distintas maneras.

La forma más sencilla de reducir la temperatura de la superficie corporal es la evaporación pasiva. En los ectotermos terrestres hay distintos mecanismos de termorregulación que actúan a distintos niveles: el jadeo, la disminución de calor al exponer el cuerpo al Sol o a la sombra, la variación de la frecuencia cardíaca y el flujo de sangre a los tejidos periféricos para evitar el sobrecalentamiento.

Los ectotermos acuáticos hacen uso de una estrategia distinta. Algunos de ellos simplemente evitan ambientes térmicos desfavorables. Cuando el aumento de

temperatura ambiente es gradual, el organismo puede ajustar su maquinaria bioquímica de forma de introducir cambios en la cantidad y calidad de las proteínas, y cambios en la composición y fluidez de la membrana.

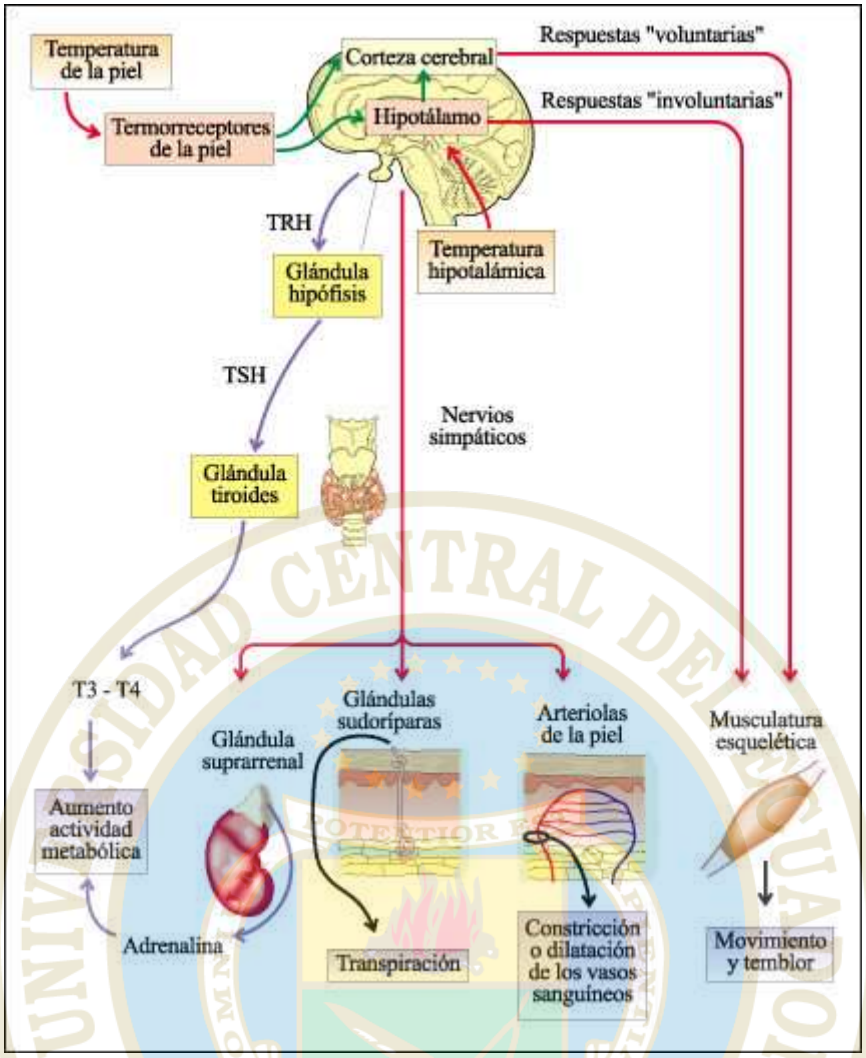
La ectotermia tiene algunas ventajas. Para algunos ectotermos la temperatura corporal está siempre muy cercana a la temperatura del medio ambiente y por lo tanto estos animales no destinan energía metabólica a la regulación térmica. Esto también trae ciertas desventajas: en un ambiente térmico variable, muchas funciones fisiológicas -como la locomoción, la digestión, el crecimiento y la excreción- y bioquímicas -como las llevadas a cabo por enzimas- no pueden funcionar de manera óptima. Otros ectotermos poseen mecanismos comportamentales que les permiten regular su temperatura interna y aprovechar, así, las ventajas de una temperatura corporal relativamente estable al mismo tiempo que reducen el costo energético de tener que producir grandes cantidades de calor. Además, durante la noche, cuando baja la temperatura, la temperatura corporal de estos animales disminuye, con lo cual el ahorro energético es aun mayor. En consecuencia, en términos relativos, un ectotermo puede invertir una proporción mayor de su energía metabólica en crecimiento y reproducción que un endotermo.

Endotermos

En los endotermos, la oxidación de la glucosa y otras moléculas productoras de energía dentro de las células del cuerpo constituye la principal fuente de calor. En general, la producción endógena de calor permite la regulación precisa de la temperatura corporal. Esa es la razón principal por la que la mayoría de los endotermos son buenos homeotermos, es decir, que mantienen la temperatura corporal relativamente constante a pesar de las fluctuaciones de la temperatura ambiente. Todos los homeotermos son endotermos. La homeotermia trajo consigo un número de ventajas, de las cuales tal vez la más importante fue la capacidad de funcionar al máximo de la eficiencia posible, aun a bajas temperaturas externas.

Las aves y los mamíferos son endotermos homeotérmicos, es decir, generan calor interno y, además, mantienen la temperatura del cuerpo relativamente constante e independiente de las fluctuaciones externas. La temperatura corporal es mantenida por un sistema de regulación automático -un termostato- situado en el hipotálamo, en la base del cerebro.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
FUNDADA EN 1620
QUITO



Regulación de la temperatura corporal en los mamíferos.

La temperatura corporal en los mamíferos está regulada por una red compleja de actividades, que implica tanto al sistema nervioso como al endocrino. El centro regulador de la temperatura está en el hipotálamo. El hipotálamo recibe la información de los termorreceptores situados en la piel y ciertas estructuras internas, como el mismo hipotálamo. En este esquema, las flechas rojas representan vías nerviosas y las flechas azules indican vías hormonales. En el hombre, la ruta hormonal juega un papel secundario. En otros animales, sin embargo, es la vía principal en la regulación de la temperatura. La hormona liberadora de la tirotropina -TRH- es segregada por el hipotálamo y estimula a la hipófisis para que fabrique la hormona estimulante de la tiroides -TSH-. Esta hormona estimula a la tiroides a fabricar las hormonas triyodotironina (T3) y tiroxina (T4). Estas hormonas tiroideas estimulan el metabolismo energético celular, actuando directamente sobre las mitocondrias.

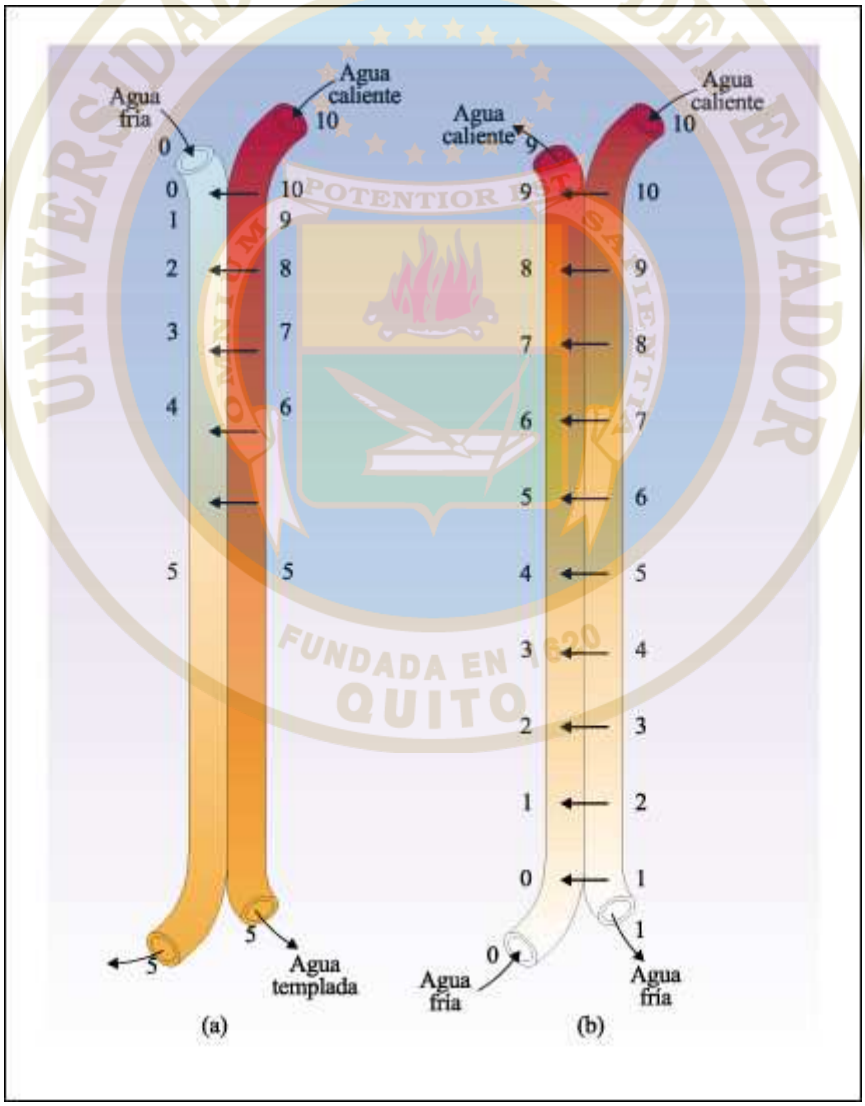
La elevación de la temperatura corporal, conocida como fiebre, no se debe a un mal funcionamiento del termostato hipotalámico sino que, por el contrario, se debe a un reajuste del valor de referencia. El reajuste del termostato se inicia en presencia de sustancias llamadas pirógenos (que producen fiebre).

Se ha comprobado que la temperatura elevada mejora la respuesta inmune reduciendo el crecimiento de patógenos. Sin embargo, por encima de 42°C el organismo puede sufrir un shock térmico que puede ser fatal si no se toman medidas adecuadas oportunamente.

Cuando varía la temperatura corporal se producen respuestas fisiológicas que compensan esos cambios.

Los animales ajustan su gasto energético. Consumen menos energía cuando están en reposo que cuando están activos; ahorran combustible al disminuir el valor de la temperatura de referencia del termostato, ya que disminuye la velocidad de los procesos metabólicos responsables de la generación de calor. Algunos animales hibernan reduciendo su metabolismo.

Numerosos animales tienen mecanismos que les permiten conservar el calor en algunas partes del cuerpo y permitir que disminuya la temperatura en otras mediante un dispositivo de contracorriente que por ejemplo, mantiene el calor en el cuerpo y lo aleja de las extremidades.



Modelo del principio del intercambio de calor por contracorriente, como ocurre en las extremidades de muchos animales.

En a) el agua caliente y el agua fría fluyen en la misma dirección. El calor del agua caliente fluye hacia el agua fría y la entibia hasta que ambas temperaturas se igualan en el punto 5 de esta escala arbitraria. Por lo tanto, ya no ocurre intercambio posterior y el agua que sale de ambos tubos tiene una temperatura intermedia, es decir, es templada. En b) el flujo es a contracorriente, de modo que la transferencia de calor continúa a todo lo largo de los tubos. Así, el agua caliente transfiere la mayor parte de su calor cuando pasa a través del tubo, y el agua fría se calienta hasta casi la temperatura inicial del agua caliente en su fuente.

Algunos animales son endotermos no homeotérmicos, es decir, pueden generar calor metabólico, pero su capacidad para controlar la temperatura es limitada o está restringida a determinadas partes del cuerpo.

La endotermia no se restringe a los animales. Algunas plantas producen suficiente calor metabólico como para elevar la temperatura floral por encima de la temperatura ambiente. Esto permite que su olor se volatilice lo que atrae insectos polinizadores. Algunas plantas que florecen en la nieve también muestran termorregulación.

En el transcurso de la evolución, el aumento del metabolismo aérobico permitió que algunos animales adquirieran una mayor capacidad locomotora y secundariamente una producción significativa de calor interno. Es el caso de algunas especies de peces, reptiles e insectos que son endotermos. En las aves y mamíferos, el perfeccionamiento de la endotermia, el aislamiento térmico y los mecanismos homeostáticos determinaron que estos animales pudieran alcanzar la homeotermia.



Capítulo 45. Homeostasis III: la respuesta inmune

Los animales de diferente complejidad presentan una diversidad de respuestas que excluyen o destruyen a los microorganismos, a otros invasores extraños y a células que no son típicamente propias. Estas respuestas dependen de una variedad de tipos de leucocitos, todos los cuales son la progenie de las células madre que se autogeneran en la médula ósea.

La llamada respuesta inflamatoria no específica implica la liberación de histaminas y otras sustancias químicas que provocan distensión de los capilares sanguíneos, un incremento local de la temperatura y la movilización de granolucitos fagocíticos y de macrófagos al sitio de la infección.Los interferones proveen otro tipo muy diferente de defensa no específica, dirigida contra los virus. Son proteínas de bajo peso molecular producidas por células infectadas por virus que estimulan a las células vecinas a defenderse contra la infección viral; también estimulan a las células que intervienen en la respuesta inmune.

La respuesta inmune es altamente específica e involucra dos tipos de células: los linfocitos B y los linfocitos T. Cuando los responsables de la respuesta inmune son los linfocitos B se dice que la respuesta inmune es humoral. En cambio, si los linfocitos responsables de la respuesta efectora son los linfocitos T, la respuesta inmune es celular.

Los linfocitos B son los protagonistas principales de la formación de anticuerpos. Los anticuerpos son grandes moléculas de proteína cuyos sitios de unión son complementarios de moléculas extrañas llamadas antígenos. La combinación del antígeno y el anticuerpo inmoviliza al invasor, destruyéndolo o volviéndolo susceptible a la fagocitosis . Se conocen cinco clases de anticuerpos -o inmunoglobulinas-, de los cuales las IgG circulantes son las más intensamente estudiadas.

El modelo aceptado de la formación de anticuerpos es la llamada teoría de la selección clonal.

Los linfocitos T, que se diferencian y maduran en el timo, son responsables de la inmunidad mediada por células. Existen varios tipos de linfocitos T que se distinguen por el tipo de glucoproteína que portan en su superficie: las células T colaboradoras, las T citotóxicas y las T supresoras.

Existen abundantes evidencias que sugiere que el cáncer puede inducir una respuesta inmune y que lo hace habitualmente. Las células cancerosas son muy similares a las células normales de un individuo. Sin embargo, dentro del cuerpo actúan como organismos extraños, con un crecimiento celular desrregulado, invadiendo y "sofocando" a los tejidos normales o compitiendo con ellos. Es importante conocer los mecanismos por los que el sistema inmune responde a las células tumorales de manera de poder establecer estrategias que permitan un rechazo efectivo de estas células.

Los tejidos y órganos trasplantados entre individuos que no sean gemelos idénticos provocan una respuesta inmune por parte de las células T citotóxicas, lo que puede llevar al rechazo del órgano trasplantado. El éxito de estos trasplantes se ha incrementado dramáticamente con el desarrollo de pruebas de antígenos del complejo mayor de histocompatibilidad. Esto asegura un ajuste más íntimo entre el dador del órgano y el receptor, y el uso de drogas inmunosupresoras selectivas como la ciclosporina. De modo semejante, las transfusiones sanguíneas pueden provocar una respuesta inmune, por los anticuerpos circulantes, a los antígenos A y B que se encuentran en la superficie de los glóbulos rojos. La tipificación de la sangre comprende, no sólo a los grupos sanguíneos AB0, sino a otros antígenos de superficie de los glóbulos rojos, tales como el factor Rh.

Las enfermedades asociadas con el sistema inmune incluyen alergias, enfermedades autoinmunes causadas por las respuestas inmunes del individuo a sus propios tejidos, y el SIDA, una enfermedad infecciosa fatal. El retrovirus responsable del SIDA (virus de la inmunodeficiencia humana o HIV), invade y destruye las células T colaboradoras, dejando al sistema inmune de la víctima incapaz para responder a otras infecciones o a células malignas.

El conocimiento en profundidad de los mecanismos y acciones llevadas a cabo por el sistema inmune ha permitido lograr importantes avances terapéuticos. Entre ellos podemos mencionar un mejor desarrollo de vacunas e importantes logros mediante la aplicación de terapias génicas en individuos inmunodeficientes.

Diversidad de los sistemas inmunes

Los sistemas inmunitarios más simples corresponden a los poríferos, especies que pueden distinguir lo propio de lo no propio, a través de células con actividad fagocítica. Los invertebrados poseen sistemas inmunes que, pese a su relativa simplicidad, han permitido a muchas especies sobrevivir satisfactoriamente durante cientos de millones de años sobre la superficie terrestre.

En los animales con celoma se encuentran células fagocíticas que por medio de un sistema enzimático encapsulan partículas extrañas y secretan proteínas solubles, precursoras de los anticuerpos, con capacidad de reconocer ciertas estructuras.

La evolución no sólo ha conservado muchos de los mecanismos de defensa de los invertebrados, sino que ha resguardado muchas de las señales que controlan tales mecanismos. La inmunología comparada ha podido demostrar que, por ejemplo, los mensajes intercelulares, mediados por proteínas regulatorias -las citoquinas- están presentes en especies como la estrella de mar.



Representación esquemática de las primeras evidencias de la respuesta inmune celular establecidas por Elie Metchnkoff a fines del siglo XIX.

Nótese la presencia de fagocitos rodeando una espina de rosal con la que el científico ruso pinchó una larva de estrella de mar y, así, sentó las bases de la actual inmunología celular.

En los vertebrados, estas defensas han evolucionado produciendo una compleja red de interacciones que implica respuestas no específicas (como la inflamación), así como las respuestas altamente específicas del sistema inmune, elaboradas a la medida precisa de cada invasor diferente.

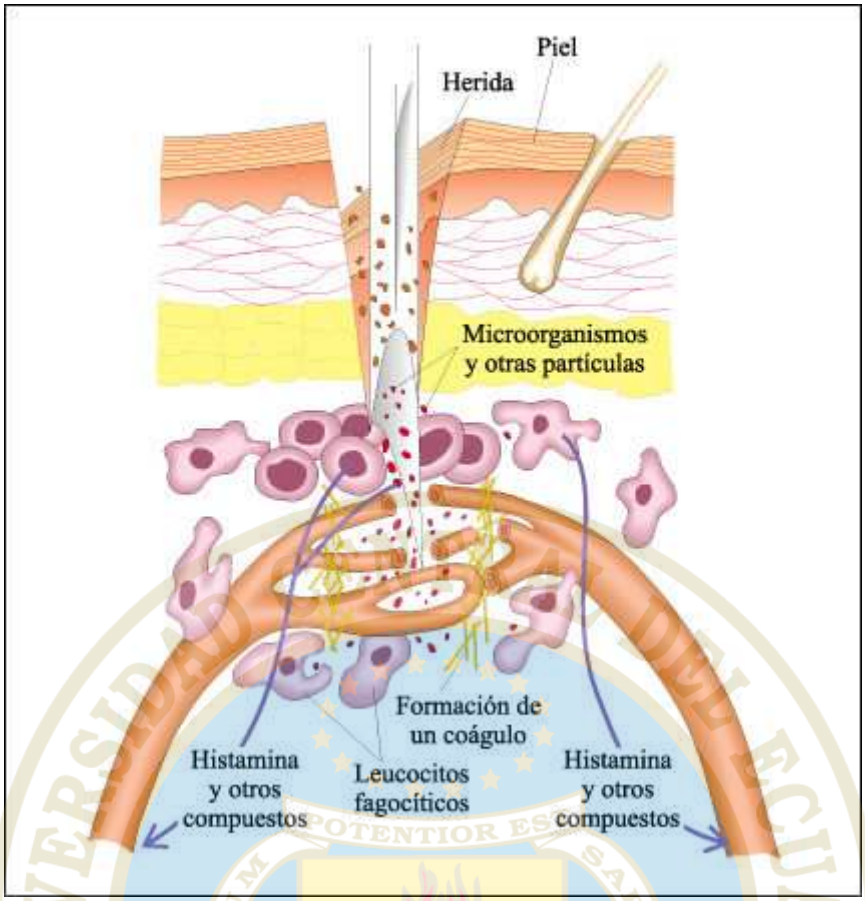
Un elemento esencial en la defensa de los vertebrados ha sido la adquisición de "memoria inmunológica", por lo que el rechazo de lo no propio se realiza con mayor rapidez ante un segundo contacto con el inductor de la respuesta.

Defensas no específicas

La primera línea de defensa de la mayoría de los organismos contra invasores extraños es anatómica, y está constituida por la piel y las membranas mucosas. La piel, con su capa dura de queratina, es una barrera inexpugnable. Cuando se daña, gran cantidad de microorganismos pueden entrar rápidamente al cuerpo. El epitelio que forma las membranas mucosas es más frágil que la piel, pero constantemente está bañado por fluidos que contienen sustancias antimicrobianas o por cilios, que barren los microorganismos que entran al sistema respiratorio. El pH extremadamente ácido de los contenidos del estómago crea un ambiente inhóspito, y el tubo intestinal inferior alberga poblaciones residentes de bacterias que defienden su territorio contra otros microorganismos. A pesar de estas defensas, las membranas mucosas son los sitios más comunes de entrada de los microorganismos o de sus toxinas.

Si un microorganismo penetra la barrera externa, encuentra una segunda línea de defensa que consiste en una variedad de agentes transportados por la sangre y la linfa circulantes. La respuesta inflamatoria que se produce, una respuesta local, hace que el área dañada se hinche y se torne caliente, rojiza y dolorosa.

Tanto la respuesta inflamatoria como la respuesta inmune -una respuesta más específica- dependen de la interacción de una variedad de tipos de glóbulos blancos. Estas células son continuamente sustituidas. Todos los tipos diferentes de glóbulos blancos, al igual que los eritrocitos, resultan de la diferenciación y división de células madre, localizadas en la médula de los huesos largos, que se autorregeneran.



La respuesta inflamatoria.

Barreras de defensa del cuerpo atravesadas por una fragmento de cristal. Las propias células del cuerpo y las células bacterianas secretan diversos compuestos químicos que se liberan en el lugar de la herida. Estas sustancias, entre ellas la histamina, hacen aumentar el flujo de sangre en la zona, aumentan la permeabilidad de los capilares y atraen a los leucocitos que migran desde los capilares hacia la herida. Se forma también un coágulo que da comienzo al proceso de cicatrización. Cuando los leucocitos entran en escena, fagocitan a los microorganismos y partículas extrañas. Algunos leucocitos producen una proteína que cambia el valor de referencia del termostato que está en el hipotalámo produciendo fiebre.

Las principales células involucradas en la respuesta inflamatoria son los granulocitos o polimorfonucleares, glóbulos blancos circulantes que se clasifican por sus propiedades de coloración como neutrófilos, eosinófilos y basófilos.

Los neutrófilos son los más numerosos. Son capaces de fagocitar a los microorganismos y a otras partículas extrañas. Contiene lisosomas que participan en la digestión intracelular. Los basófilos y los eosinófilos también son fagocíticos. Los basófilos liberan compuestos químicos como la histamina, que incrementan la respuesta inflamatoria. Los basófilos participan en las reacciones alérgicas. Un papel clave en estas reacciones lo desempeñan los mastocitos, basófilos especializados, no circulantes, que se encuentran en el tejido conectivo.

Los eosinófilos localizan al agresor agresor y liberan el contenido de sus lisosomas lesionando la membrana por ejemplo de un parásito y destruyéndolo.

Los monocitos, al igual que los neutrófilos, son atraídos al sitio de la infección por compuestos químicos liberados por las células bacterianas y por las células hospedadoras. Se transforman en macrófagos, haciéndose más grandes, ameboides y fagocíticos. Los macrófagos también se alojan en los ganglios linfáticos, el bazo, el hígado, los pulmones y los tejidos conectivos, donde atrapan a cualquier microorganismo o partícula extraña que puedan haber superado las defensas iniciales. También son importantes en la activación de los linfocitos, otros glóbulos blancos que son los efectores de la respuesta inmune específica.

La respuesta inflamatoria local está acompañada por una respuesta sistémica -la respuesta de fase aguda- que se caracteriza por la inducción de fiebre, aumento de la síntesis de hormonas esteroides y la síntesis de proteínas hepáticas. Esta respuesta se inicia como consecuencia de la activación de los macrófagos, quienes secretan mediadores solubles conocidos como citoquinas proinflamatorias: son las interleuquinas, los interferones y el factor de la necrosis tumoral.

Estas citoquinas actúan localmente sobre los fibroblastos y células del endotelio vascular induciendo la coagulación, modificando la permeabilidad vascular y aumentando la expresión celular de las denominadas moléculas de adhesión.

Cuando una célula es invadida por un virus, libera interferón que se une a receptores de las membranas de las células circundantes. Existen al menos tres clases diferentes de interferones (a, b y g), todas ellas proteínas pequeñas que se unen a receptores específicos. Así estimuladas, estas células producen enzimas que bloquean la traducción del RNA mensajero viral a proteína y logran así un efecto antiviral. Las moléculas de interferón estimulan también las respuestas inflamatoria e inmune.

Los interferones 1) inhiben la replicación viral, induciendo enzimas que interfieren con el proceso de replicación viral, 2) activan la función de lisis de las células infectadas por virus llevada a cabo por los linfocitos denominados NK (natural killer), 3) favorecen la activación de la respuesta inmune celular específica (linfocitos T citotóxicos) y 4) al interferir la replicación del DNA, son capaces de inhibir la proliferación celular.

En la actualidad, los interferones se producen por medio de estrategias biotecnológicas. Los interferones recombinantes están siendo utilizados en el tratamiento de infecciones víricos y de ciertas formas de cáncer.

La respuesta inmune específica o adaptativa

La respuesta inmune específica o adaptativa difiere de los otros mecanismos de defensa del cuerpo en que identifica específicamente al invasor a través de estructuras de la superficie de un tipo particular de glóbulos blancos, los linfocitos. Cuando los linfocitos involucrados son los linfocitos B se dice que la respuesta inmune es humoral. En cambio, si los linfocitos responsables son los linfocitos T, la respuesta inmune es celular.

La respuesta inmune consta de una etapa inicial de reconocimiento, una etapa de diferenciación de los linfocitos específicos que conduce a una tercera etapa efectora en la cual se ponen en acción una serie de mecanismos de destrucción del agresor de acuerdo con las características del antígeno.

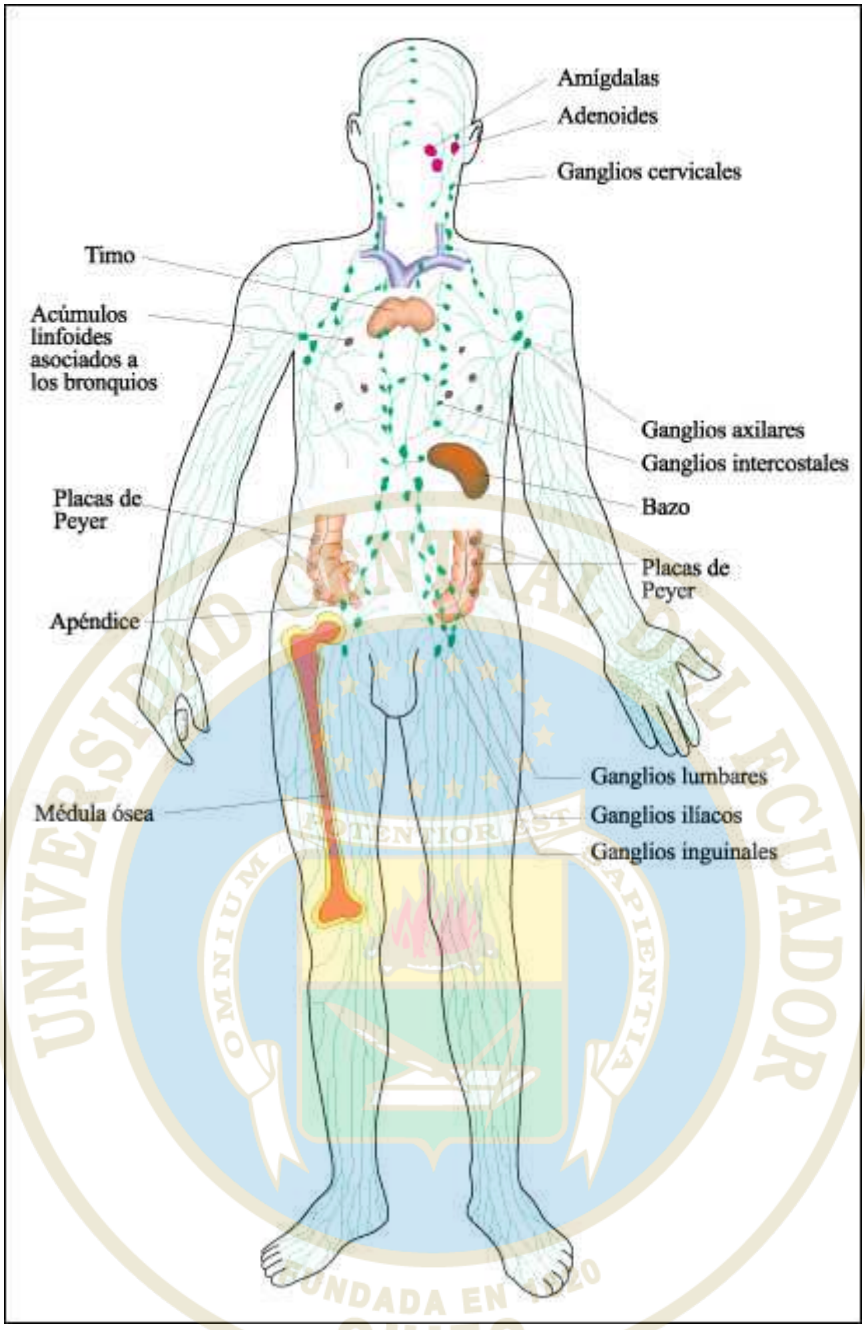
Cada antígeno estimula diferentes poblaciones de linfocitos, lo que hace que se desarrollen mecanismos apropiados que conducen a la eliminacióndel agresor.

El primer contacto del sistema inmune con un antígeno inicia la respuesta primaria la que lleva a la eliminación del invasor y, simultáneamente, provoca la diferenciación de células que quedan "preadaptadas" a un nuevo contacto con el antígeno -las células de memoria. En posteriores encuentros con el mismo antígeno, se produce una respuesta secundaria, más rápida y de mayor magnitud.

Las respuestas de defensa desarrolladas por el propio individuo constituyen la inmunidad activa. En ciertas condiciones fisiológicas (embarazos) o terapéuticas, se produce una transferencia de los productos de la respuesta inmune, lo que constituye un proceso de inmunidad pasiva.

La especificidad de la respuesta inmune deriva de las acciones e interacciones de los linfocitos B y los linfocitos T. En los mamíferos, los sitios primarios de diferenciación y proliferación de estas células son la médula ósea (para los B) y el timo (para los T), un órgano esponjoso y bilobulado que se encuentra en la zona superior del tórax. El escenario en que operan estas células se conoce como sistema inmune.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO



Principales integrantes del sistema inmune humano.

Los principales integrantes del sistema inmune humano son la médula ósea y el timo, órganos de diferenciación inicial de los linfocitos B y T, que son los ejecutores de la respuesta inmune. Otros órganos importantes del sistema son los vasos linfáticos, los numerosos ganglios linfáticos, el bazo y el sistema asociado a mucosas que incluye a las amígdalas, el apéndice, las placas de Peyer, las adenoides y los acúmulos linfoides asociados a los bronquios.

Los vasos del sistema linfático son la vía de retorno del fluido intersticial al sistema circulatorio. Dentro de este sistema de vasos están los ganglios linfáticos, que son masas de tejido esponjoso separadas en compartimientos por tejido conectivo. Los microorganismos o partículas extrañas y los desechos tisulares que entran a los espacios extracelulares de cualquier tejido son arrebatados en el fluido intersticial,

barridos a los canales del sistema linfático y atrapados en los ganglios linfáticos que actúan como filtro. Los ganglios linfáticos también atrapan a las células bacterianas y a otros microorganismos. Están densamente poblados por linfocitos y macrófagos y dentro de estas estructuras ocurren las interacciones esenciales entre las células que intervienen en la respuesta inmune.

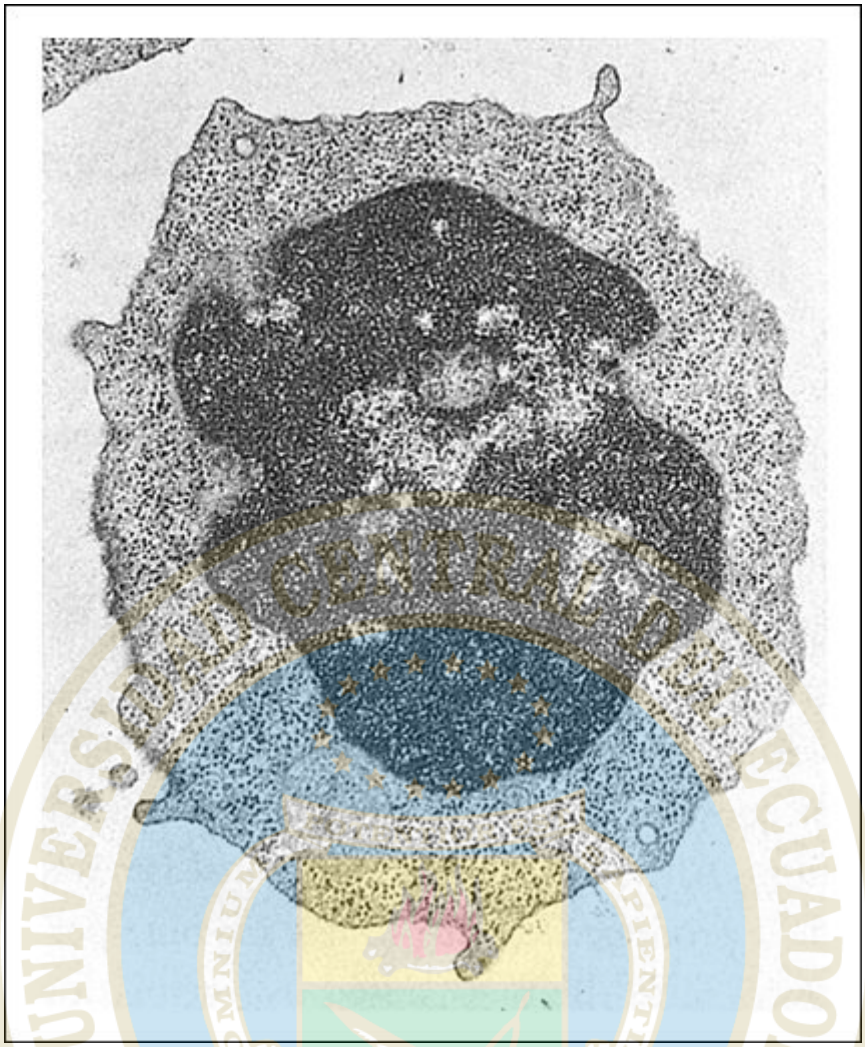
El bazo y el al tejido linfoideo asociado a mucosas también son ricos en linfocitos y en células fagocíticas que atrapan partículas. Las amígdalas atrapan partículas que ingresan por vía nasal o bucal. En la pared del intestino se encuentran acúmulos de tejido linfoide con folículos linfoides grandes -las placas de Peyer-, situadas entre el revestimiento interno de la membrana mucosa y la cubierta muscular externa, y que defienden al resto del cuerpo contra los miles de millones de microorganismos que habitan el tracto intestinal normal.

Los linfocitos B y la formación de anticuerpos

Los linfocitos B son los protagonistas principales de la respuesta inmune humoral e intervienen en la formación de anticuerpos, proteínas globulares complejas - conocidas también como inmunoglobulinas - que presentan en su estructura combinaciones tridimensionales precisas capaces de interactuar con moléculas que el cuerpo reconoce como extrañas o no propias.

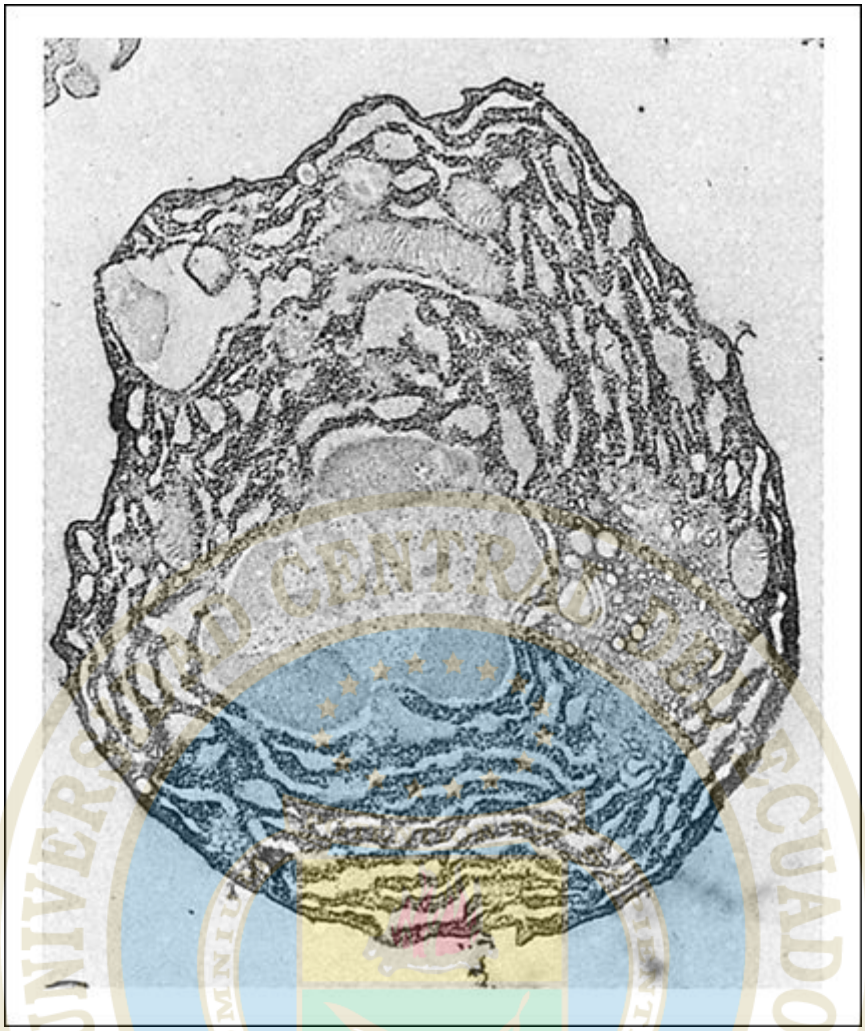
Algunos linfocitos B "patrullan" el cuerpo humano y otros son sésiles; se aglomeran en los ganglios linfáticos, el bazo y otros tejidos linfoides, donde están expuestos a la sangre y la linfa circulantes. Los linfocitos B son células pequeñas, redondas, que no se dividen. Insertos en su membrana y, sobresaliendo de su superficie, se encuentran los anticuerpos con especificidad para reconocer a un determinado antígeno.

Cuando un linfocito B particular se encuentra en un órgano linfoide con el antígeno para el cual es específico, por complementariedad, los anticuerpos de su superficie interactúan con el antígeno. Esto activa al linfocito B, lo que provoca que la célula se agrande, se divida y que las células hijas -o plasmocitos- adquieran la capacidad de realizar una producción activa de anticuerpos. La proliferación de linfocitos B activados ocurre frecuentemente en los ganglios linfáticos, razón por la cual éstos se agrandan durante una infección. Las células hijas que resultan de la activación de linfocitos B se diferencian en dos tipos, uno de los cuales es la célula plasmática.



Un linfocito se difrencia a célula plasmática.

a) Un linfocito B activado que se diferencia a célula plasmática



b) Una célula plasmática especializada en la fabricación y secreción de anticuerpos.

El segundo tipo de célula producido a partir de un linfocito B estimulado por el antígeno son las células de memoria. Estas células conservan la información para producir anticuerpos y siguen circulando por largos períodos, incluso durante la vida completa de un individuo. Así, la segunda vez que un patógeno en particular entra al cuerpo, inmediatamente puede inducirse la producción de anticuerpos en gran escala contra el invasor. Esta respuesta rápida de las células de memoria es la fuente de la inmunidad a muchas enfermedades infecciosas que ocurre después de una primera infección. Es también la base para la vacunación contra varias enfermedades.

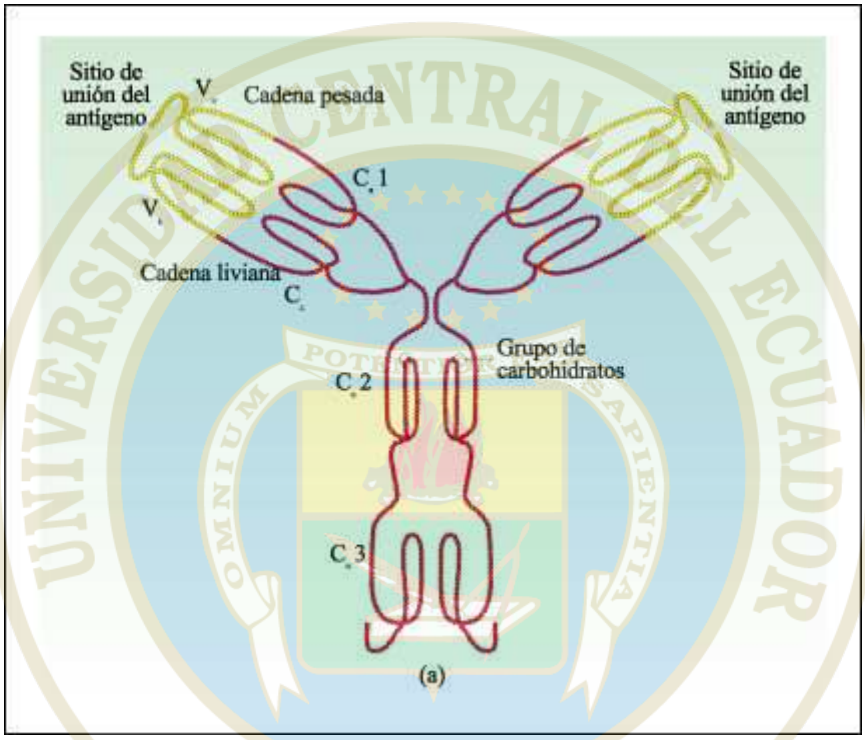
Los anticuerpos presentes en los fluidos biológicos tienen la misma estructura que los receptores para los antígenos presentes en la superficie de los linfocitos B. Estas glucoproteínas actúan como un adaptador biológico entre el antígeno y los elementos celulares o humorales responsables de la destrucción del agresor.

Existe una variedad de mecanismos efectores en los que participan los anticuerpos: pueden recubrir a las partículas extrañas y hacer que se aglomeren de modo tal que puedan ser capturadas por las células fagocíticas; también pueden combinarse con el agente nocivo e interferir con el mecanismo de penetración celular de un virus o bacteria. También pueden combinarse con otros componentes presentes en el plasma -el sistema complemento- y, así, lisar o identificar a las células extrañas. Finalmente, pueden actuar como nexo entre una célula infectada o tumoral y las

células natural killer para producir la destrucción a través del mecanismo de citotoxicidad dependiente de anticuerpos.

Cada anticuerpo es una proteína compleja que está formada por cuatro cadenas polipeptídicas: dos cadenas livianas idénticas y dos cadenas pesadas idénticas

Cada una de las cuatro cadenas tiene una región constante (C) -una región común a todos los anticuerpos de su clase- y una región variable (V), que difiere de un anticuerpo a otro. Cuando las cadenas se pliegan, las secuencias variables de aminoácidos se reúnen y forman dos regiones activas de la molécula que se unen a una región determinada del antígeno específico. Se han identificado cinco clases distintas de inmunoglobulinas (IgG, IgA, IgD, IgM e IgE) que se distinguen por las regiones constantes de sus cadenas pesadas.



Representación esquemática de una molécula de anticuerpo.

En la representación esquemática de una molécula de anticuerpo se sugiere de qué manera pueden estar plegadas las cuatro cadenas. Cada cuenta representa un aminoácido de los cuales hay más de 1.200. Las regiones variables se muestran en amarillo y las regiones constantes enrojo. Algunos segmentos de la molécula se pliegan de manera independiente, conformando los llamados dominiosUno de los hechos más intrigantes acerca de la respuesta inmune fue, durante mucho tiempo, saber que existe una enorme variedad de antígenos contra los cuales un solo individuo puede producir anticuerpos. Se estima que un ratón, por ejemplo, puede formar anticuerpos contra 10 millones de antígenos diferentes. Además, pueden formarse anticuerpos, no sólo contra los invasores naturales comunes que un organismo individual podría encontrar razonablemente durante el curso de su propia vida, y contra aquellos que sus antecesores podrían haber encontrado, sino también contra antígenos sintéticos que son químicamente distintos de cualquier sustancia que se encuentre en la naturaleza.

La interpretación actual acerca de la formación de anticuerpos se conoce como la teoría de la selección clonal.

Un linfocito B no estimulado, con un tipo específico de anticuerpo expuesto en su superficie, encuentra moléculas de antígeno con una estructura complementaria al sitio de unión de sus anticuerpos.Los antígenos se unen a los anticuerpos, poniendo en movimiento una serie de cambios dentro de la célula (activación).El linfocito B comienza a dividirse y diferenciarse, formando células plasmáticas y células de memoria. Las células plasmáticas secretan grandes cantidades de anticuerpos circulantes todos con una especificidad idéntica a la de los anticuerpos sobre la superficie del linfocito B original. Las células de memoria que llevan los mismos anticuerpos persisten en la circulación indefinidamente; ellas secretan anticuerpos sólo después de un encuentro posterior con el mismo antígeno y de diferenciarse en células plasmáticas.

De acuerdo con esta teoría, la diferenciación de los precursores de linfocitos B que ocurre en la médula ósea, produce una gran variedad de linfocitos B diferentes, cada uno de los cuales es capaz de sintetizar anticuerpos con una estructura tridimensional particular para el sitio de unión.

Después de encontrar un antígeno que se una a los anticuerpos que exhibe en su superficie, el linfocito B madura y se divide, dando como resultado un clon de células plasmáticas que sintetizan anticuerpos circulantes contra ese antígeno en particular. Se producen también células de memoria, que persisten en el torrente sanguíneo después de la infección y producen anticuerpos inmediatamente después de una exposición posterior al mismo antígeno. Esta respuesta de las células de memoria es la causa de la inmunidad rápida e intensificada que sigue a la vacunación o a muchas infecciones virales. La capacidad de producir una tremenda variedad de linfocitos B, cada uno capaz de sintetizar un anticuerpo especifico, es explicada por el gran número de secuencias génicas que codifican las regiones variables de los anticuerpos, por la transposición de estas secuencias génicas en el curso de la diferenciación de los linfocitos, y por mutaciones somáticas subsiguientes.

Los linfocitos T y la inmunidad mediada por células

Los anticuerpos circulantes no son los únicos efectores de la inmunidad. Hay otra categoría de respuesta inmune altamente específica que se ejecuta por interacciones célula a célula; en esa respuesta intervienen los linfocitos T y se conoce como respuesta mediada por células.

Los linfocitos T ejercen su acción interactuando con otras células eucarióticas, específicamente las propias células del cuerpo. Funcionalmente se conocen diferentes poblaciones de linfocitos T. Los colaboradores, los supresores y los citotóxicos que se diferencian por tener diferentes glucoproteínas de superficie.

Cuando un linfocito T colaborador reconoce al antígeno, se activa y secreta proteínas como interleuquinas, interferón g y factor de la necrosis tumoral que tienen acciones reguladoras de la respuesta inmune.

Los linfocitos T supresores, a través de la secreción de citoquinas, disminuyen la actividad de los linfocitos tanto B como T y de los macrófagos.

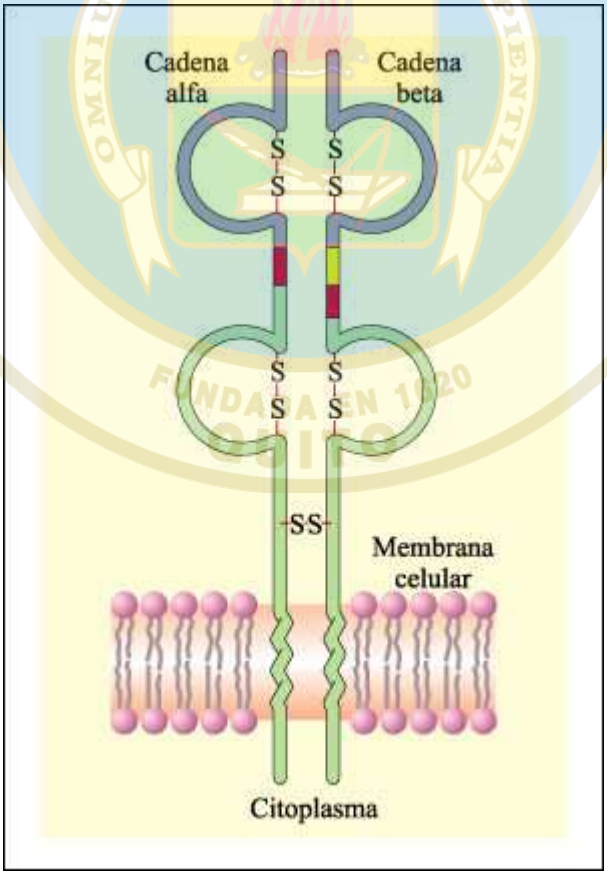
Los linfocitos T citotóxicos, luego de reconocer al antígeno, se diferencian en células efectoras las que posteriormente pueden inducir la muerte celular y/o sintetizar y

secretar proteínas con acción citotóxica para la célula alterada. Estos linfocitos actúan contra células eucarióticas extrañas y contra células del cuerpo infectadas por virus u otros microorganismos de vida intracelular. Así, cuando un virus está multiplicándose dentro de una célula, está protegido de la acción de los anticuerpos, sin embargo, su presencia se refleja en la aparición de nuevos antígenos en la superficie de la célula infectada que hace posible que los linfocitos T citotóxicos la encuentren y la destruyan.

Los linfocitos T -al igual que los glóbulos rojos, granulocitos, monocitos y linfocitos B - derivan de una progenie de células totipotenciales presentes en la médula de los huesos largos. Dentro del timo se encuentran los precursores de los linfocitos T que pasan por un proceso complejo de diferenciación, selección y maduración. La diferenciación implica, entre otras cosas, adquirir la capacidad para sintetizar diferentes glucoproteínas de membrana, que determinan tanto su función como su especificidad antigénica.

El primer tipo de glucoproteína de membrana existe en una de dos formas, conocidas como CD4 y CD8. Las células T colaboradoras portan la molécula CD4 sobre su superficie, mientras que las células T citotóxicas y T supresoras portan la molécula CD8.

La capacidad de los linfocitos T para desempeñar sus funciones depende de otro tipo de molécula de superficie conocida como receptor del linfocito T que consiste en dos cadenas de polipéptidos, cada una con regiones variables y constantes codificadas por genes que, al igual que los de los anticuerpos, se reordenan en el curso de la diferenciación.



Representación esquemática de la estructura del receptor del linfocito T.

Las cadenas polipeptídicas del receptor del linfocito T, al igual que las de la molécula de un anticuerpo, están codificadas por genes que se ensamblan a partir de diferentes componentes. Diferentes porciones de las cadenas son codificadas por genes variables (violeta), genes para diversidad (amarillo), genes para unión (rojo) y genes constantes (verde). Las porciones helicoidales de las regiones constantes que anclan el receptor en la membrana celular son ricas en aminoácidos hidrofóbicos. El sitio de unión para los antígenos es una estructura tridimensional compleja, formada por las regiones variables de las dos cadenas.

El resultado es una enorme diversidad de linfocitos T, cada uno de los cuales lleva receptores de células con una sola especificidad antigénica. Los receptores de células T reconocen y se unen a antígenos determinados genéticamente que se encuentran en la superficie de las propias células del cuerpo. Estos antígenos propios están codificados por un grupo de genes conocidos como el complejo mayor de histocompatibilidad (CMH).

Dos clases de antígenos CMH participan en la respuesta inmune. Las moléculas de clase I, que se encuentran en las células de todo el cuerpo, son esenciales para la identificación de las células enfermas por parte de los linfocitos T citotóxicos. Las moléculas de clase II se encuentran en la superficie de los macrófagos y de los linfocitos B. Son esenciales en la presentación de los antígenos extraños a las células T colaboradoras que, a su vez, son esenciales para la activación y proliferación de los linfocitos B y de las células T citotóxicas.

Cuando un agente agresor invade y sobrevive dentro de una célula eucariótica, o cuando se produce alguna transformación celular que modifica las características fenotípicas externas de las células de un individuo, un linfocito T citotóxico es capaz de reconocerlo. El linfocito T puede detectar la combinación de antígeno CMH clase I con los péptidos del antígeno extraño y su receptor se une a esta combinación. El linfocito, entonces, se activa, se diferencia a células citotóxicas maduras y en células de memoria que permanecen en la circulación por tiempo indefinido. Además, las células T citotóxicas activadas liberan citoquinas, que atraen y activan a los macrófagos estimulando la fagocitosis. Las células T destructoras (killer), luego del contacto célula T-célula eucariótica secretan proteínas que destruyen directamente a las células blanco. Así, se moviliza una batería completa de defensas que, mediante la activación de células T citotóxicas, puede conducir a la muerte celular tanto por la inducción de apoptosis como por mecanismos de necrosis celular.

Cuando un virus infecta una célula eucariótica, se fragmenta dentro del citoplasma, éste es un paso esencial en la vida del virus, porque libera su ácido nucleico y le permite comenzar la replicación. Sin embargo, ciertos antígenos virales que actúan como marcadores aparecen en la superficie de la célula infectada y son expuestos junto con los antígenos CMH de clase I. Las células T citotóxicas, cuyos receptores son complementarios de la combinación antigénica específica que resulta, se unen a la célula marcada y se activan. Esta activación produce una proliferación de células T y la diferenciación de las células hijas en clones de células de memoria y de células T citotóxicas activas, que luego atacan y destruyen a otras células infectadas. Las células T activadas también secretan citoquinas que atraen al área a los macrófagos y a otros glóbulos blancos fagocíticos. Estas células ingieren los restos de las células lisadas incluyendo los virus que contenían. Las células de memoria rápidamente se activan por una segunda exposición a la infección o a un antígeno extraño.

Cuando una infección se ha eliminado exitosamente, debe suprimirse la actividad de los linfocitos B y T. El mecanismo de supresión no ha sido completamente dilucidado aún. Sin embargo, se sabe que las células T colaboradoras poseen la capacidad de producir citoquinas con efectos antiinflamatorios e inmunosupresores.

Los estudios sobre la función de los linfocitos T ha permitido establecer cuál es la red de comunicaciones celulares que regulan al sistema inmune. Los mediadores solubles producidos por las células del sistema inmune -las citoquinas- producen interacciones complejas no sólo con las células del propio sistema sino también con otros, particularmente, los sistemas endocrino y nervioso. Recíprocamente, el sistema inmune parece estar influido por las hormonas responsables de la comunicación intercelular dentro de los sistemas endocrino y nervioso.

El cáncer y la respuesta inmune

Las células cancerosas, dentro del cuerpo, actúan como organismos extraños. Presentan un crecimiento celular desrregulado, invaden a los tejidos normales o compiten con ellos. Además, virtualmente todas las células cancerosas tienen en su superficie antígenos que pueden ser reconocidos como extraños. ¿Significa esto que el cuerpo puede montar una respuesta inmune contra sus propios cánceres?

Aparentemente, no sólo el cáncer puede inducir una respuesta inmune sino que habitualmente lo hace. De hecho, habitualmente lo hace exitosamente, dominando al cáncer antes de que éste se haya detectado.

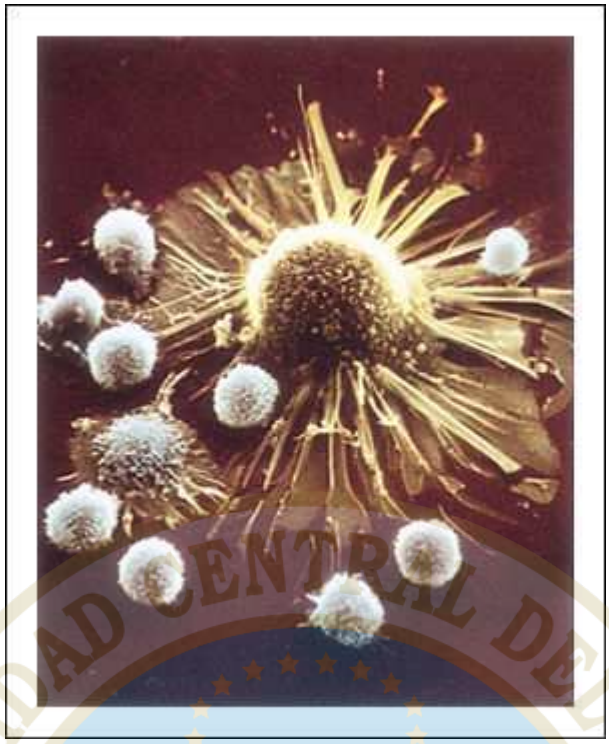
Pero, si el sistema inmune falla o las células cancerosas evaden la respuesta instaurada, la enfermedad logra establecerse. Esta conclusión sugiere que el refuerzo de la respuesta inmune del paciente puede proporcionar una medida para la prevención o el control del cáncer.

Aunque en la actualidad se dispone de muchas evidencias sobre la respuesta contra las células cancerosas, el mecanismo de acción exacto aún no ha sido completamente esclarecido.

Se ha identificado una serie de antígenos contra los que se ha evidenciado respuestas inmunes y se sabe que se requiere de mecanismos de citotoxicidad producidos por células T citotóxicas o células killer además de procesos dependientes de anticuerpos. Las células tumorales evaden estos mecanismos.

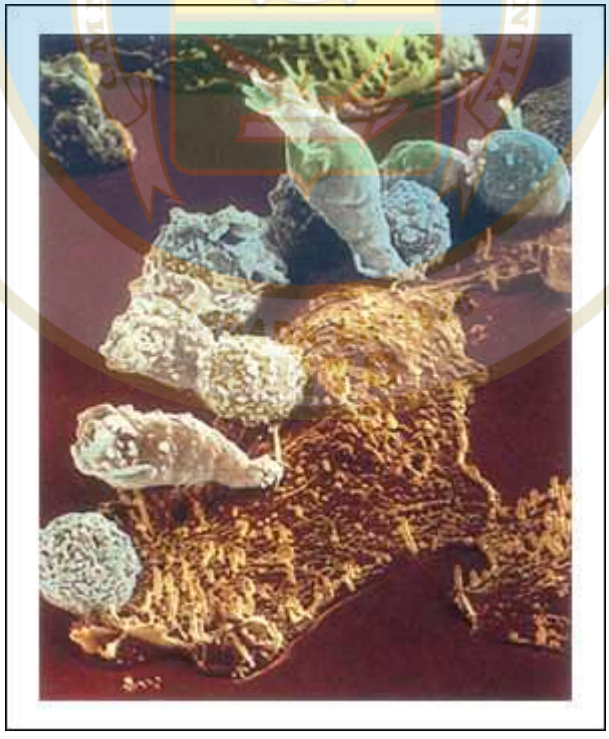
Por otra parte, las células tumorales son capaces de secretar factores solubles que ejercen efectos inmunosupresores, hecho que inhibe la actividad de ciertos linfocitos T y diminuye la actividad de los macrófagos y de los linfocitos T citotóxicos.

La implementación de la llamada inmunoterapia a través de la aplicación de citoquinas o interferón tiende a aumentar la actividad citotóxica directa.Asimismo, se está intentando aumentar la capacidad de las células tumorales a desarrollar una respuesta inmune efectiva mediante la transferencia de genes activadores de la respuesta. Los últimos avances tienden a desarrollar productos que, mediante la aplicación de técnicas de DNA recombinante permitan el desarrollo de vacunas potenciales contra el cáncer.



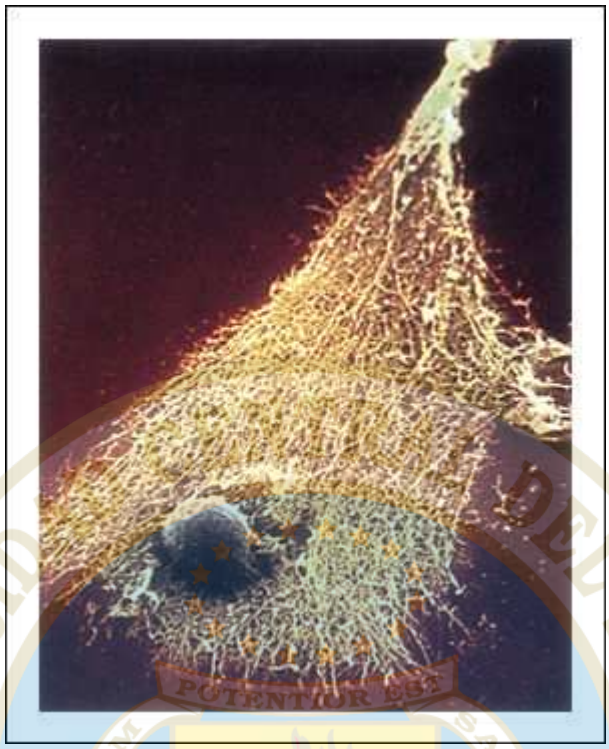
La destrucción exitosa de una célula cancerosa por linfocitos T citotóxicos (a).

a) El reconocimiento de la célula cancerosa como anormal depende de la presencia de neoantígenos expuestos en su superficie en conjunción con los antígenos CMH de clase I.



La destrucción exitosa de una célula cancerosa por linfocitos T citotóxicos (b).

b) y c) Cuando los linfocitos citotóxicos comienzan a dañar la membrana de la célula cancerosa su forma cambia.



La destrucción exitosa de una célula cancerosa por linfocitos T citotóxicos (c).

Trasplantes de tejido

Si se toma piel de una parte del cuerpo de un paciente quemado y se injerta en el área quemada, el nuevo tejido se suelda al área expuesta, es invadido por vasos sanguíneos- y el tejido crece y se extiende. Si un injerto de piel se toma de otro individuo, a menos de que se trate de un gemelo idéntico del paciente, las etapas iniciales de cura y vascularización ocurren pero luego, entre el quinto y el séptimo día, una gran cantidad de leucocitos se infiltran en el tejido trasplantado y el paciente muere. Las células que se infiltran son principalmente linfocitos T y macrófagos que han sido activados por el reconocimiento de antígenos presentes en las células que provienen de otro individuo de la misma especie. El descubrimiento y la identificación de los antígenos del complejo mayor de histocompatibilidad (CMH) actualmente está haciendo posible acentuar la semejanza entre el dador y el receptor en los trasplantes de órganos.

A los receptores de trasplantes generalmente se les suministran drogas que suprimen la respuesta inmune. Sin embargo, dado que la infección es una complicación importante entre los pacientes receptores, la supresión general de la respuesta inmune no es, obviamente, una solución ideal.

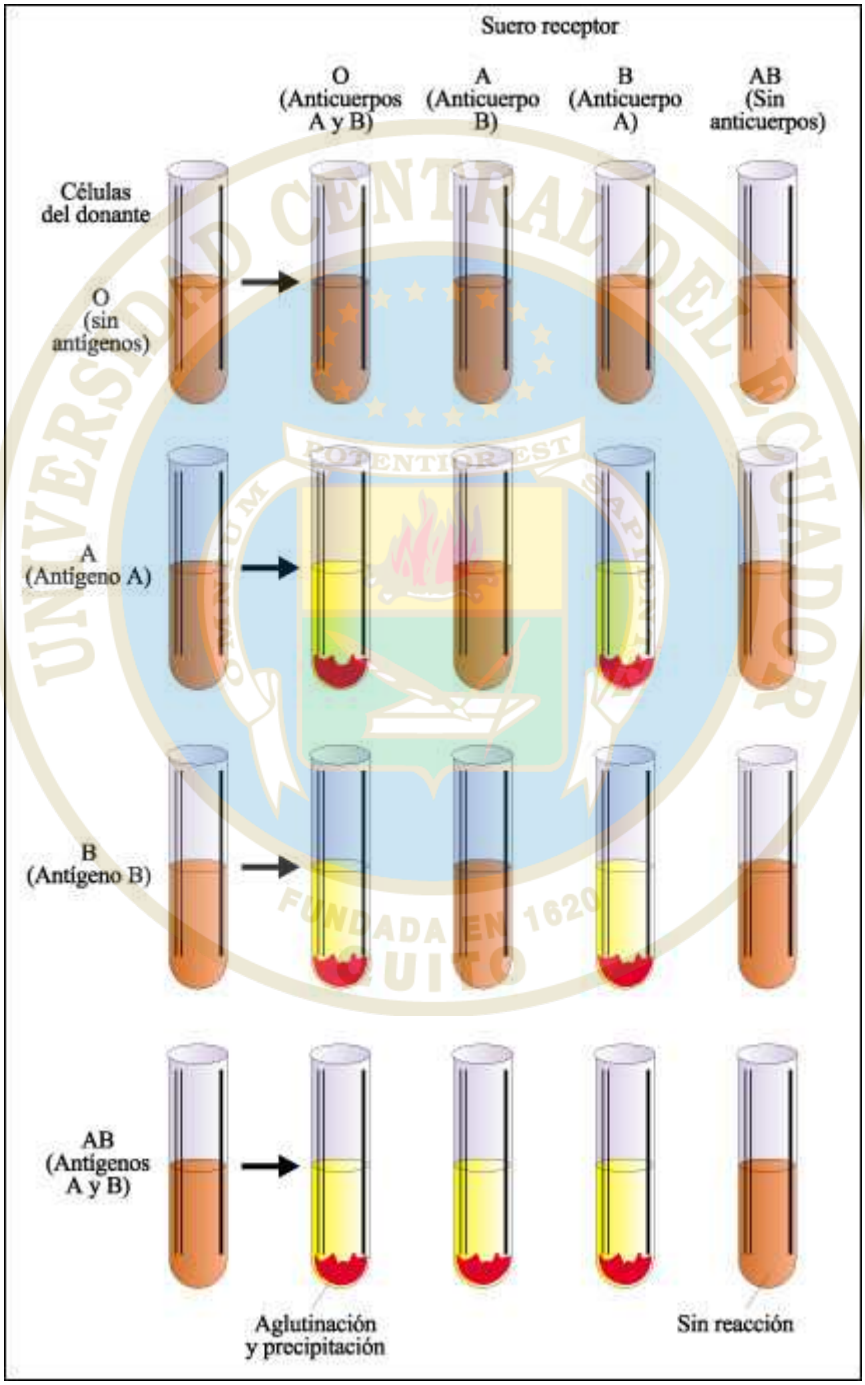
Los trasplantes de tejidos más frecuentes en la práctica médica son las transfusiones de sangre. Existen grupos sanguíneos principales: A, B, AB y 0.

Los eritricitos humanos, a diferencia de las células con núcleo, no tienen antígenos CMH en su superficie. En lugar de esto, exhiben antígenos únicos, codificados por

un gen completamente diferente que, en la población humana, tiene tres alelos (A, B y 0). Los principales grupos sanguíneos están definidos por estos antígenos y por la presencia de anticuerpos en el plasma

Los alelos A y B son codominantes, mientras que el alelo 0 es recesivo.

Si una persona recibe una transfusión que contenga glóbulos rojos que llevan un antígeno no propio, los anticuerpos en su plasma pueden reaccionar con estas células haciendo que se aglutinen y sean fagocitadas por el sistema del reticuloendotelial.



Reacciones graves, y a veces mortales, pueden ocurrir después de transfusiones de sangre de un tipo diferente de la del receptor.

Estas reacciones se producen por la aglutinación y destrucción de los glóbulos rojos del donante causadas por la reacción con los anticuerpos presentes en la sangre del receptor. Las reacciones del grupo sanguíneo en las transfusiones pueden demostrarse igualmente bien en tubos de ensayo, como se muestra en este esquema. El plasma sanguíneo en donde se produce la aglutinación, tiene anticuerpos naturales contra la sangre del dador.

Se han identificado antígenos adicionales en la superficie de los glóbulos rojos. Entre los más importantes de estos antígenos está el factor Rh, que recibe su nombre de los monos Rhesus, en los cuales se hizo la investigación que condujo a este descubrimiento.

Patologías del sistema inmune

Habitualmente, el sistema inmune puede distinguir entre lo propio y lo no propio. Sin embargo, este reconocimiento ocasionalmente falla y el sistema inmune ataca a las células del cuerpo dando lugar a una patología de tipo autoinmune.

En algunas de las enfermedades hasta hoy reconocidas, el proceso es mediado por la producción de "autoanticuerpos" que reconocen proteínas de la superficie celular. Otras veces, la enfermedad autoinmune está mediada por linfocitos T autorreactivos. Algunas de las enfermedades autoinmunes son la Miastenia gravis, el Lupus eritematoso sistémico y la anemia hemolítica autoinmune.

El tratamiento médico de estas patologías tiende a controlar la respuesta inmune de manera general, por lo que se utilizan drogas antiinflamatorias e inmunosupresoras. Se cree que los tratamientos que puedan inhibir los clones autorreactivos serán la terapia del futuro.

En algunas oportunidades, el sistema inmune reacciona frente a sustancias aparentemente inofensivas. La fiebre del heno y otras alergias son el resultado de la respuesta inmune al polen, al polvo o a algunos alimentos, que son antígenos débiles a los cuales la mayoría de los individuos no reaccionan. En otros individuos, la respuesta es de tal magnitud que resulta nociva para el organismo; se la ha denominado reacción de hipersensibilidad o alergia.

En un primer contacto con el antígeno, no se manifiesta ningún tipo de reacción pero, tras una segunda exposición a ese antígeno, se pone de manifiesto una reacción inflamatoria rápida.

Los sistemas antigénicos responsables son denominados alergenos y en condiciones normales no inducen ninguna respuesta. La exposición al alergeno origina una respuesta con activación de ciertos linfocitos T colaboradores. Éstos activan a los linfocitos B, con la producción de anticuerpos IgE por células plasmáticas específicas y formación de las células de memoria. Al reexponerse al mismo antígeno, se forman más anticuerpos IgE. Estos anticuerpos permanecen poco tiempo en circulación. La unión posterior del antígeno a estos anticuerpos unidos provoca cambios en la membrana celular con la liberación de diversas mediadores que inducen una respuesta inflamatoria.

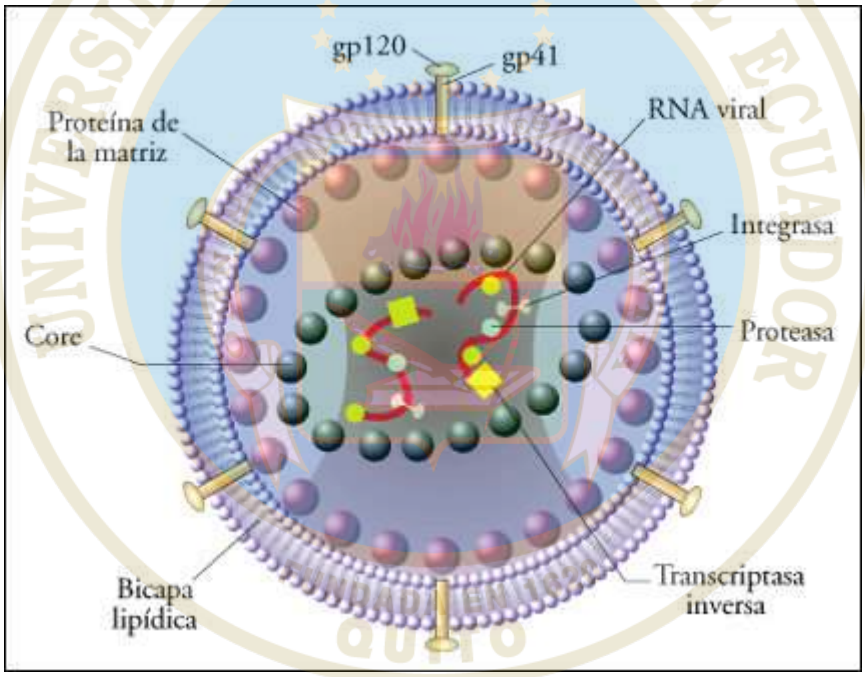
Pueden resultar reacciones sistémicas si los mastocitos y otros basófilos descargan sus productos químicos en la circulación, lo que provoca una dilatación de los vasos sanguíneos lo que, a su vez, lleva a una caída potencialmente peligrosa en la presión sanguínea y a la contracción de la musculatura lisa de los bronquiolos. Este síndrome se conoce como "shock" anafiláctico.

Los antihistamínicos contrarrestan el efecto de la histamina por bloqueo de los receptores específicos. Así, suprimen parte de los síntomas de una reacción alérgica.

Existe un grupo heterogéneo de enfermedades surgidas como consecuencia de defectos del sistema inmune denominadas inmunodeficiencias. Las inmunodeficiencias pueden ser originadas por defectos genéticos o pueden ser producidas por una causa adquirida, como por ejemplo, la infección por el virus HIV, agente causal del síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA) o como consecuencia de malnutrición e incluso de estrés o depresión.

Los individuos portadores de una inmunodeficiencia tienden a padecer infecciones en forma repetida.

El SIDA fue identificado por primera vez en 1981. En tres años se aisló y caracterizó al virus responsable. Desde entonces, sus efectos principales sobre el sistema inmune han sido determinados, se han identificado sus posibles orígenes y se han constatado sus modos de transmisión. El virus del SIDA es un retrovirus conocido formalmente como virus de la inmunodeficiencia humana (HIV) y es un virus particularmente complejo.



Estructura del virus HIV.

El núcleo interno contiene dos moléculas de RNA, acompañadas por dos o más moléculas de la enzima transcriptasa inversa. Rodeando al core se encuentran envolturas formadas por dos proteínas distintas. Éstas, a su vez, están rodeadas por una bicapa lipídica que deriva de la membrana celular de la célula hospedadora en la que el virus previamente se replicó. Atravesando esta membrana se encuentran las glucoproteínas de superficie que se unen a receptores celulares y permiten el ingreso del virus a la célula hospedadora.

El retrovirus responsable del SIDA invade y destruye las células T colaboradoras, dejando al sistema inmune de la víctima incapaz para responder a otras infecciones o a células malignas. En las etapas finales de la enfermedad, invade a otras células

y tejidos del cuerpo, incluidos los del sistema nervioso. El virus HIV está presente en altos niveles en la sangre y en el semen de los individuos infectados y se transmite por contacto sexual (heterosexual u homosexual, oral, vaginal o anal) y a través del intercambio de sangre o de productos de la sangre.

Las secuencias de nucleótidos del RNA del virus HIV ya han sido determinadas, y se identificaron también secuencias para las varias proteínas de su cubierta. Se está utilizando tecnología de DNA recombinante para crear vacunas sintéticas contra el virus. Sin embargo, los anticuerpos sintetizados por los linfocitos B son inefectivos para controlar la infección y esto sugiere que la obtención de una vacuna realmente protectora puede ser extraordinariamente difícil. La tarea también se complica por la alta tasa de mutación de los genes que codifican la parte clave de la cubierta proteica.

Las pruebas para detectar los anticuerpos contra HIV suministraron un modo de identificar la sangre de donantes portadores del virus y aseguran ahora un alto nivel de protección para el suministro de sangre. En consecuencia, el número de nuevos casos de SIDA en los receptores de transfusiones y en los hemofílicos ha disminuido. La dispersión del virus en las poblaciones de homosexuales también se ha reducido de manera significativa, en parte, porque los individuos más susceptibles ya habían contraído la enfermedad y, tal vez lo más importante, a raíz de campañas educativas y cambios en las prácticas sexuales. Actualmente, el incremento mayor de nuevos casos está ocurriendo entre los drogadictos que comparten agujas, sus parejas sexuales y sus hijos.

En los últimos años, se han obtenido importantes logros en relación con los tratamientos. En la actualidad, la terapia está dirigida fundamentalmente al uso combinado de inhibidores de proteasas junto con dideoxinucleósidos. Los dideoxiderivados inhiben la transcriptasa inversa impidiendo la producción del DNA necesario para la integración del material genético del virus al genoma de la células del hospedador.

Se han combinado las terapias mencionadas con agentes antivirales, combinación que ha permitido una reducción de la carga viral del paciente en un 99% en un corto tiempo. Esto ha alentado a los investigadores a pensar que la enfermedad podría, en un futuro no muy lejano, convertirse de una enfermedad mortal en una infección crónica. Sin embargo, la enorme capacidad de mutación que presenta el virus hace difícil predecir el mañana. Otro hallazgo importante ha sido la identificación de diversos inhibidores de quimoquinas sobre la capacidad de infección del HIV, lo que permitiría el desarrollo de nuevas estrategias inmunoterapéuticas.

Aplicaciones inmunoterapéuticas

La vacunación explota la capacidad del sistema inmunológico de generar una respuesta inmune frente a alguna forma alterada de un patógeno determinado. Este procedimiento permite el desarrollo de células con memoria inmunológica que confieren protección a lo largo de toda la vida del organismo vacunado.

Diferentes tipos de vacunas han sido utilizadas a lo largo del tiempo. Las bacterias y virus muertos han sido y continúan siendo utilizadas en determinadas circunstancias. Las vacunas creadas con la utilización de microorganismos vivos atenuados resultan ser mejores inmunógenos que las anteriores, pero presentan el riesgo de la reversión del patógeno alterado a la forma virulenta y son, por lo tanto, peligrosos.

Cada vez es más frecuente el uso de la tecnología del DNA recombinante para obtener proteínas que generan una respuesta inmune.

Se están desarrollando las llamadas vacunas a DNA. Para ello, los genes que codifican proteínas de interés son insertados en plásmidos adecuados, los que luego son inyectados dentro de células musculares de manera que la proteína se puede expresar en forma prolongada. El procedimiento produce una buena respuesta humoral como también una especial estimulación de los linfocitos T § citotóxicos.

La posibilidad de transferir genes con el fin de reemplazar, corregir o modificar la acción de otros genes permite pensar en la posibilidad de mejorar una gran variedad de enfermedades, entre ellas el cáncer

---



Capítulo 46. Integración y control I: el sistema endocrino

La información química sin duda constituyó la primera forma de comunicación intercelular en los organismos. Cuando las distancias entre las células son cortas, las moléculas de señalización se mueven por difusión desde donde son producidas hasta donde actúan, las células blanco. Cuando las células blanco se encuentran a una considerable distancia, las moléculas de señalización son transportadas por el torrente sanguíneo. Las neuronas constituyen un canal de comunicación más rápido y directo. Son células especializadas en la producción y transmisión de señales eléctricas -el impulso nervioso - y conducen información a grandes distancias. Ambos sistemas interactúan estrechamente y también comparten muchos mecanismos de comunicación. La relación entre ellos se conoce como el sistema neuroendrocrino, un sistema integrado de regulación homeostática.

Tanto los vertebrados como los invertebrados presentan hormonas. La estructura química, así como los efectos de las hormonas de los invertebrados suele diferir sustancialmente de las de los vertebrados. En general, el sistema endocrino provee una comunicación más lenta que la provista por el sistema nervioso, pero más generalizada.

Las hormonas son moléculas señalizadoras secretadas en una parte de un organismo, que difunden o, en los vertebrados, son transportadas por el torrente sanguíneo a otros órganos y tejidos, donde ejercen efectos específicos. Las principales glándulas endocrinas de los vertebrados incluyen la hipófisis, el hipotálamo, el tiroides, las paratiroides, la corteza suprarrenal y la médula suprarrenal, el páncreas (también una glándula exocrina), la pineal y las gónadas (ovarios o testículos).

La producción de muchas hormonas es regulada por sistemas de retroalimentación negativa que involucran al lóbulo anterior de la glándula hipófisis y al hipotálamo.

El hipotálamo es la fuente de por lo menos nueve hormonas. Estas hormonas actúan estimulando o inhibiendo la secreción de otras hormonas por parte de la hipófisis anterior. Además de producir hormonas peptídicas (en algunas ocasiones llamadas hormonas liberadoras) que actúan sobre el lóbulo anterior de la hipófisis, el hipotálamo produce las hormonas antidiurética (ADH) y oxitocina, que son almacenadas en el lóbulo posterior de la hipófisis y liberadas desde allí.

La hipófisis se encuentra bajo la influencia directa del hipotálamo. Según las hormonas que reciba del hipotálamo, la hipófisis produce hormonas tróficas que, a su vez, estimulan a las glándulas blanco para que produzcan otras hormonas. Estas hormonas actúan luego sobre la hipófisis o el hipotálamo (o sobre ambos) inhibiendo la producción de las hormonas tróficas. Además de producir las hormonas tróficas, el lóbulo anterior de la hipófisis también secreta somatotrofina (hormona del crecimiento) y prolactina. La producción de la hormona tiroidea y de las hormonas esteroides de la corteza suprarrenal y gónadas es regulada por el sistema hipotálamo-hipófisario.

La glándula tiroides produce la hormona tiroxina, un aminoácido combinado con cuatro átomos de yodo. Esta glándula se encuentra bajo la influencia de su hormona estimulante (TSH) secretada por la hipófisis.

Las glándulas suprarrenales están compuestas por dos zonas claramente diferenciables en cuanto a su estructura y a su función: la corteza y la médula suprarrenal. La corteza suprarrenal -la capa externa de la glándula- es la fuente de varias hormonas esteroides. En los seres humanos hay dos grupos principales de hormonas esterorides: los glucocorticoides y los mineralocorticoides. La médula suprarrenal está formada por células neurosecretoras cuyas terminales secretan adrenalina y noradrenalina en el torrente sanguíneo.

Las células de los islotes del páncreas son la fuente de tres hormonas implicadas en la regulación de la glucosa sanguínea: la insulina, el glucagón y la somatostatina. El azúcar sanguíneo también se encuentra bajo la influencia de la adrenalina (epinefrina) y la noradrenalina (norepinefrina) -que se liberan de la médula suprarrenal en situaciones de estrés-, el cortisol y otros glucocorticoides, liberados de la corteza suprarrenal en tiempos de estrés, y la somatotrofina.

La glándula pineal es la fuente de melatonina que interviene en la regulación de los cambios fisiológicos estacionales y de los circadianos. Esta glándula secreta una hormona, la melatonina, en forma rítmica e interviene en la regulación de los cambios fisiológicos estacionales y de los ritmos circadianos.

Las prostaglandinas son un grupo de ácidos grasos que se asemejan a otras hormonas, pero que frecuentemente actúan sobre los mismos tejidos que las producen. Se forman en casi todos -si no en todos- los tejidos del cuerpo y afectan funciones tan diversas como la contracción del músculo liso, la aglutinación de plaquetas y la respuesta inmune.

Las hormonas actúan al menos por dos mecanismos diferentes. Algunas entran libremente a las células, se combinan con un receptor intracelular y ejercen una influencia directa sobre la transcripción de RNA. Otras se combinan como moléculas receptoras sobre la superficie de las membranas de las células blanco, la combinación hormona-receptor puede ingresar al citoplasma o puede provocar la liberación de un "segundo mensajero" que desencadena una serie de acontecimientos dentro de la célula.

La neuroendocrinología estudia la interacción entre los sistemas endocrino y nervioso. Por un lado, la actividad neuronal controla la secreción hormonal de muchas glándulas, en general a través del sistema nervioso autónomo. Asimismo, el ambiente hormonal, a través de la interacción con receptores específicos, modifica la actividad nerviosa, regulando comportamientos tan variados como la conducta sexual, la agresividad o la conducta alimenticia.

Evolución de los sistemas endocrinos

En los invertebrados, es de fundamental importancia la función de las células neurosecretoras, que están implicadas en procesos reproductores, metabólicos, de muda ode pigmentación en insectos, anélidos o crustáceos, entre otros.

En los insectos, las hormonas son esenciales para muchos procesos vitales, en particular, para los relacionados con el crecimiento y la metamorfosis. Entre ellas podemos mencionar la ecdisona (u hormona de la muda) o la hormona juvenil (que inhibe la aparición de los caracteres adultos durante estadios tempranos de desarrollo). En algunos insectos se han caracterizado hormonas que controlan la producción de orina. Esto es extremadamente importante en los insectos hematófagos, dado que luego de chupar sangre debe eliminarse rápidamente el exceso de agua.

Varios neurotransmisores con función neurohormonal son comunes a vertebrados e invertebrados; por ejemplo, la noradrenalina se ha encontrado en los insectos y los anélidos. Dentro de los vertebrados existe una marcada similitud en la estructura y función de las glándulas. Por ejemplo, hormonas que regulan el metabolismo en mamíferos, como las de la glándula tiroides, son también responsables de la metamorfosis en anfibios. Las hormonas que controlan los ciclos sexuales regulan también el comportamiento sexual, como la territorialidad, la agresividad o la diferenciación de los fenotipos relacionados con la búsqueda de pareja y el apareamiento.

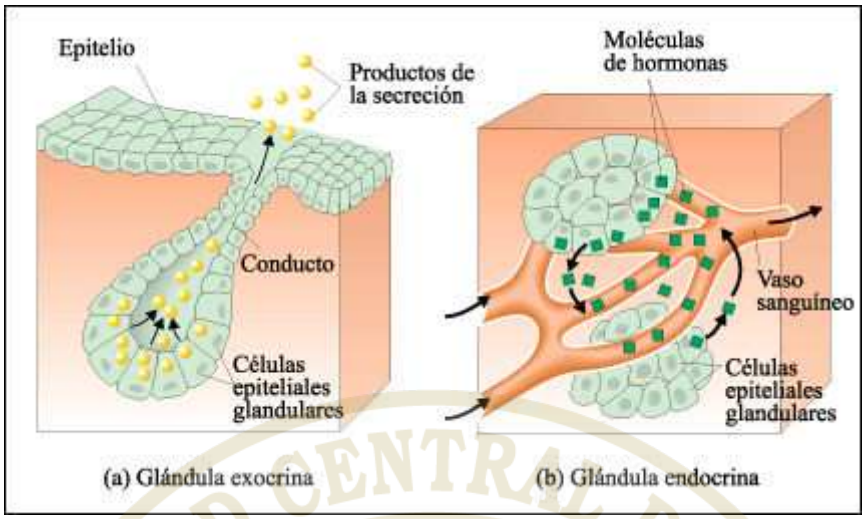
Una introduccion a las glándulas y a las hormonas

Las hormonas son producidas por una variedad de tipos celulares diferentes: células epiteliales del tubo digestivo, células musculares cardíacas, leucocitos, o células dañadas o infectadas. Existe una distinción entre glándulas exocrinas y endocrinas: las primeras secretan sus productos en conductos que comunican con el medio externo; las segundas secretan sus productos en el torrente sanguíneo (o, con más precisión, en los fluidos extracelulares, de donde difunden al torrente sanguíneo).

Las principales glándulas endocrinas del cuerpo de los vertebrados secretan tres tipos químicos generales de hormonas: esteroides, péptidos o proteínas, y derivados de aminoácidos. Las hormonas son activas en cantidades muy pequeñas y se encuentran bajo un control estricto. Un aspecto de este control es la regulación de su producción. Con muy pocas excepciones, las hormonas se encuentran bajo control de retroalimentación negativa. Además, son degradadas rápidamente en el cuerpo.

En las glándulas exocrinas (a), como las glándulas mamarias de las hembras de mamífero, o las glándulas sudoríparas de la piel humana, secretan sus productos por un conducto. En las glándulas endocrinas (b), como la hipófisis y el tiroides, secretan sus productos directamente en el líquido intersticial. De allí, estos

compuestos -las hormonas- difunden hacia los vasos sanguíneos y se transportan por el cuerpo hacia los tejidos blanco.



Glándulas exocrinas y endocrinas.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO

Algunas de las principales glándulas endocrinas de los vertebrados y las hormonas que

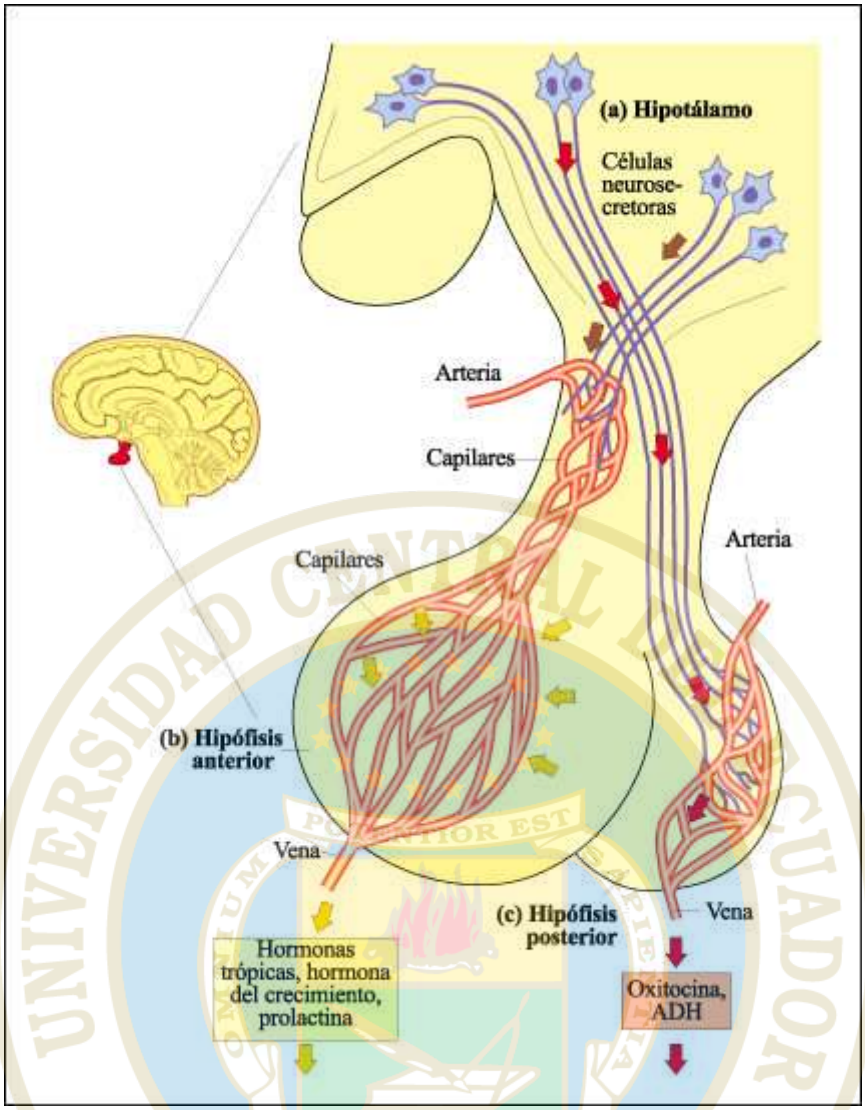
Glándula	Hormona	Acción principal	Mecanismo que contro su secreción
Hipófisis, lóbulo anterior	Hormona de crecimiento (somatotropina)	Estimula el crecimiento del hueso, inhibe la oxidación de la glucosa, promueve la degradación de ácidos grasos	Hormona (s) hipotalámica (s)
	Prolactina	Estimula la producción de leche	Hormona (s) hipotalámica (s)
	Hormona estimuladora de tiroides (TSH)	Estimula la glándula tiroides	Tiroxina en sangre; hormona (s) hipotalámi (s)
	Hormona adrenocorticotrófica (ACTH)	Estimula la corteza suprarrenal	Cortisona en la sangre; hormona (s) hipotalámi (s)
	Hormona foliculoestimulante (FSH)*	Estimula al folículo ovárico, espermatogénesis	Estrógeno en la sangre hormona (s) hipotalámi (s)
	Hormona luteinizante (LH)	Estimula la ovulación y la formación del cuerpo lúteo en las hembras y las células intersticiales en el macho	Progesterona o testosterona en la sangre; hormona(s) hipotalámica (s)
Hipotálamo (vía hipófisis posterior)	Oxitocina	Estimula las contracciones uterinas y la salida de la leche	Sistema nervioso
	Hormona antidiurética (ADH, vasopresina)	Controla la excreción de agua	Concentración osmótic de la sangre; volumen sanguíneo, sistema nervioso
Tiroides	Tiroxina, u otras hormonas del tipo de la tiroxina	Estimula y mantiene actividades metabólicas	TSH
	Calcitonina	Inhibe la liberación de calcio del hueso	Concentración de iones Ca^{2+} en la sangre
Paratiroides	Hormona paratiroidea (paratohormona)	Estimula la liberación de calcio del hueso, estimula la conversión de vitamina D a su forma activa que promueve la absorción del calcio del tracto gastrointestinal; inhibe la excreción de calcio	Concentración de iones Ca^{2+} en la sangre
Corteza suprarrenal	Cortisol, otros glucocorticoides	Afectan el metabolismo de carbohidratos, proteínas y lípidos	ACTH
	Aldosterona	Afecta el balance de agua y sales	Procesos iniciados en los riñones; iones K^+ e la sangre
Médula suprarrenal	Adrenalina y noradrenalina	Incrementa el azúcar en la sangre, dilata o contrae vasos sanguíneos específicos, incrementa la frecuencia y la fuerza del latido cardíaco	Sistema nervioso
Páncreas	Insulina	Baja la concentración de azúcar de la sangre, incrementa el almacenamiento de glucógeno	Concentración de glucosa y aminoácidos en la sangre, somatostatina
	Glucagón	Estimula la degradación de glucógeno a glucosa en el hígado	Concentración de glucosa y aminoácidos en la sangre, somatostatina
Pineal	Melatonina	Implicada en la regulación de los ritmos circadianos	Ciclos luz-oscuridad
		Desarrollan y mantienen características sexuales	

El hipotálamo

El hipotálamo es la fuente de por lo menos nueve hormonas que actúan ya sea estimulando o inhibiendo la secreción de otras hormonas por parte de la hipófisis anterior. Se trata de péptidos pequeños que son producidos por células neurosecretoras hipotalámicas y viajan sólo unos pocos milímetros hasta la hipófisis a través del sistema porta.

Entre las varias hormonas hipotalámicas podemos mencionar: la TRH, hormona liberadora de tirotrofina que estimula la liberación de tirotrofina (TSH) de la hipófisis; la hormona liberadora de gonadotrofina (GnRH), que controla la liberación de las hormonas gonadotróficas LH y FSH; la somatostatina, que inhibe la liberación por parte de la hipófisis de la hormona del crecimiento somatotrofina.

El hipotálamo es también la fuente de dos hormonas que se almancenan en la hipófisis posterior y desde allí son liberadas: son la oxitocina y la hormona antidiurética (ADH). La oxitocina acelera el momento del nacimiento incrementando las contracciones uterinas durante el parto y es también responsable de la secreción de la leche que ocurre cuando el niño comienza a mamar. La ADH o vasopresina disminuye la excreción de agua por los riñones, incrementando la permeabilidad de las membranas de las células en los conductos colectores de los nefrones, de modo que se reabsorbe más agua desde la orina hacia la sangre.



Relación entre el hipotálamo y la hipófisis.

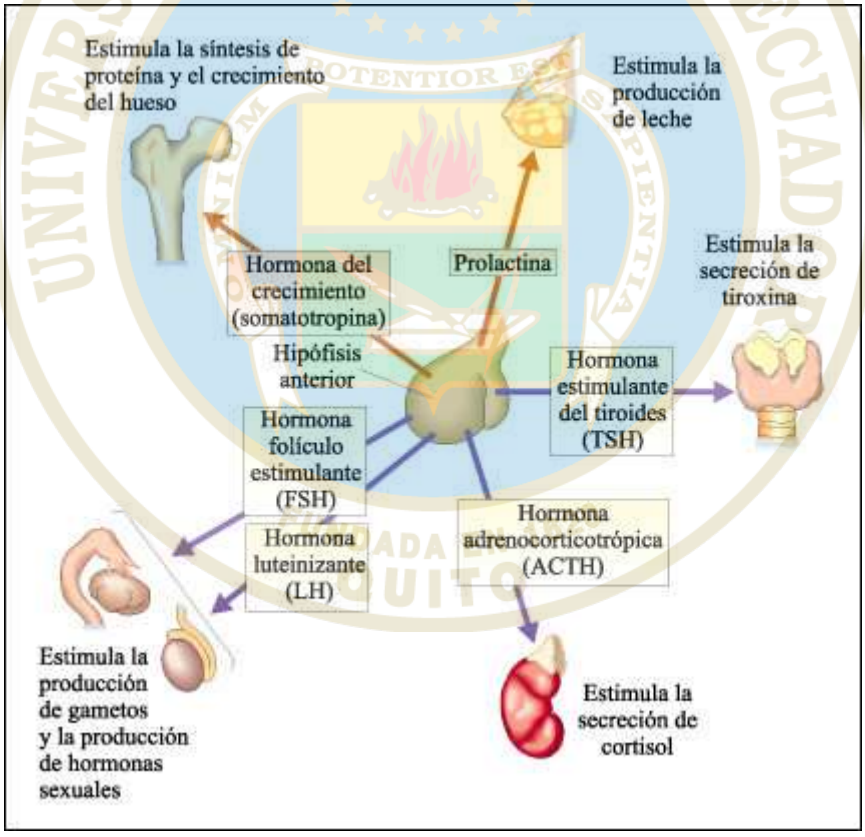
El hipotálamo se comunica con el lóbulo anterior de la hipófisis a través de un pequeño sistema porta. Las células neurosecretoras del hipotálamo secretan hormonas liberadoras o inhibidoras (flechas marrones) directamente en capilares que están unidos por venas porta a una segunda red capilar de la hipófisis anterior, donde las hormonas hipotalámicas afectan la producción de las hormonas hipofisiarias (flechas amarillas). Otras células neurosecretoras hipotalámicas producen oxitocina y hormona antidiurética (ADH)(flechas rojas), que son transmitidas al lóbulo posterior de la hipófisis a través de las fibras nerviosas. Después de su liberación desde las terminales nerviosas en la hipófisis posterior, estas hormonas difunden en los capilares y entran así a la circulación general.

La glándula hipófisis

La glándula hipófisis fue considerada como la glándula "maestra" del cuerpo, pues es la fuente de hormonas que estimulan los órganos reproductores, la corteza de la glándula suprarrenal y el tiroides. Sin embargo, son las hormonas del hipotálamo las que estimulan o, en algunos casos, inhiben la producción de hormonas hipofisarias.

La hipófisis, del tamaño de un poroto, está situada en la base del cerebro, en el centro geométrico del cráneo. Está formada por tres lóbulos: el anterior, el intermedio y el posterior. El lóbulo anterior es la fuente de al menos seis hormonas diferentes, producida cada una por células distintas. Una de éstas es la somatotrofina, la cual estimula la síntesis proteica y promueve el crecimiento de lo huesos. Esta hormona también afecta el metabolismo de la glucosa, inhibiendo la absorción y la oxidación de glucosa por algunos tipos de células. También estimula la degradación de ácidos grasos, conservando así la glucosa. La hipófisis anterior también produce prolactina, que estimula la secreción de leche en los mamíferos. Su producción es controlada por una hormona inhibidora producida por el hipotálamo.

Las hormonas tróficas secretadas por la hipófisis anterior actúan sobre otras glándulas endocrinas regulando sus secreciones. Una de estas hormonas tróficas es la TSH o tirotrofina, la hormona que estimula las células de la glándula tiroides incrementando la producción y liberación de la hormona tiroidea tiroxina. La hormona adrenocorticotrófica (ACTH) tiene una relación reguladora similar con la producción de cortisol, una de las hormonas producidas por la corteza suprarrenal. Las otras dos hormonas tróficas secretada por la hipófisis anterior son las gonadotrofinas -hormonas que actúan sobre las gónadas u órganos productores de gametos (testículos y ovarios)-. Son las hormonas foliculoestimulante (FSH) y luteinizante (LH).



Hormonas fabricadas por el lóbulo anterior de la hipófisis -o adenohipófisis- y los tejidos receptores.

Las hormonas trópicas están indicadas con una flecha azul. Cada una de las seis hormonas diferentes producidas se sintetizan por células especializadas distintas. La capacidad de respuesta de un tejido a la acción de una hormona depende de la presencia de receptores específicos de membrana a los cuales se unen las hormonas.

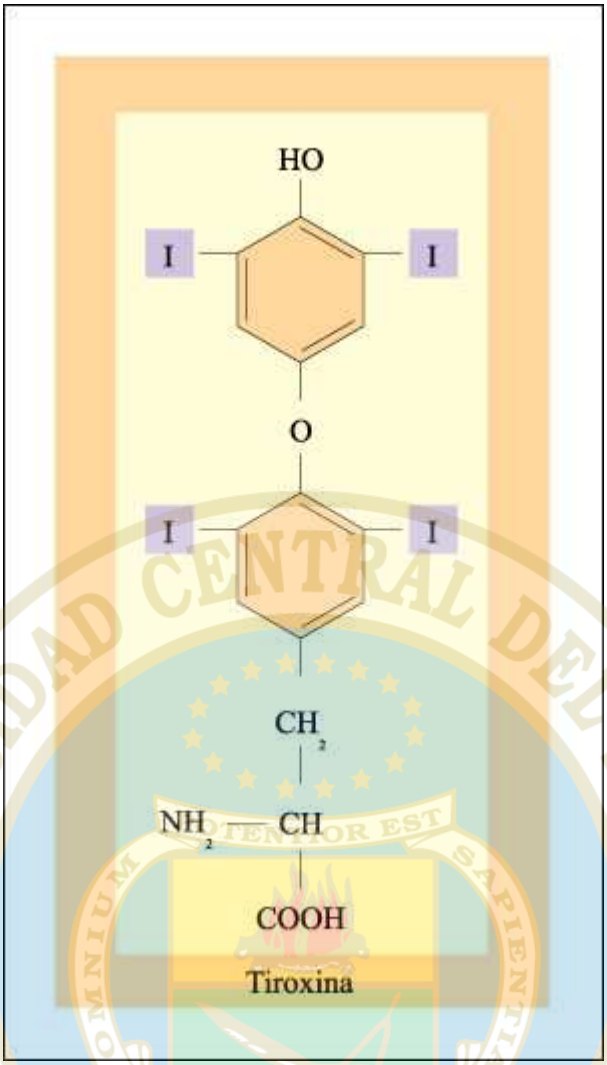
En muchos vertebrados, el lóbulo intermedio de la hipófisis es la fuente de la hormona estimulante de los melanocitos. En los reptiles y los anfibios, esta hormona estimula los cambios de color asociados con el camuflaje o con patrones de comportamiento como la agresión y el cortejo. En los humanos, en los cuales la secreción de hormona está notablemente disminuida, sus funciones se desconocen. El lóbulo posterior de la hipófisis almacena las hormonas producidas por el hipotálamo.

La glándula tiroides

El tiroides, bajo la influencia de su hormona estimulante (TSH) secretada por la hipófisis, produce la hormona tiroxina, que es un aminoácido combinado con cuatro átomos de yodo.

La tiroxina (o, más bien, su producto metabólico, la triyodotironina) acelera la tasa de respiración celular. En algunos animales desempeña también un papel central en la regulación de la temperatura. La glándula tiroides también secreta la hormona calcitonina en respuesta a niveles crecientes de calcio. La acción principal de la calcitonina es inhibir la liberación del ion calcio por parte de los huesos.

Nótense los cuatro átomos de yodo en su estructura. La triyodotironina difiere de la tiroxina en que tiene menos átomos de yodo en el anillo que lleva el OH. Dado que se necesita yodo para la tiroxina, éste es un componente esencial de la dieta humana. Cuando el yodo está presente en el suelo, está disponible en pequeñas cantidades en el agua potable y en las plantas. En muchos países, la sal de mesa habitualmente es yodada artificialmente.



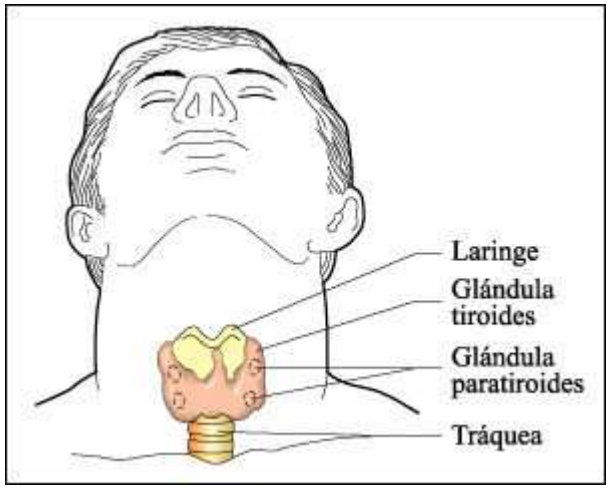
La tiroxina, principal hormona producida por la glándula tiroides.

Las glándulas paratiroides

Las glándulas paratiroides están ubicadas por detrás o dentro de la tiroides. Producen la hormona paratiroidea -parathormona-, que desempeña un papel esencial en el metabolismo mineral, en especial en la regulación de los iones calcio y fosfato, que existen en una relación recíproca en la sangre.

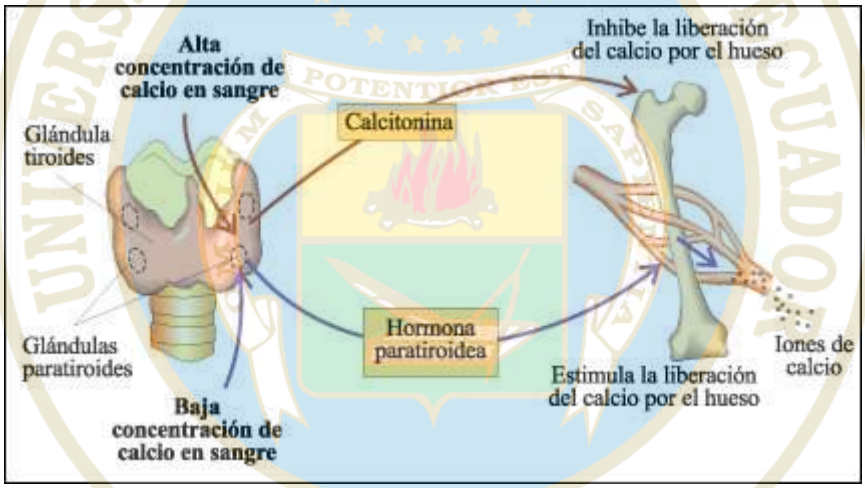
La hormona paratiroidea incrementa de varias maneras diferentes la concentración del ion calcio en la sangre. Estimula la conversión de vitamina D a su forma activa; a su vez, la vitamina D activa produce un incremento de la absorción de iones calcio del intestino. La hormona paratiroidea también reduce la excreción del ion calcio de los riñones. Además, estimula la liberación en el torrente sanguíneo de calcio de los huesos.

Así, la hormona paratiroidea y la calcitonina trabajan como un mecanismo delicadamente ajustado que regula el calcio de la sangre y en el que la hormona paratiroidea aparentemente desempeña el papel principal. La producción de ambas hormonas está regulada directamente por la concentración de iones calcio en la sangre. La hormona paratiroidea, además, eleva la excreción de fosfato por los riñones (lo que hace descender el nivel de fosfato de la sangre).



Las glándulas paratiroides y la regulación de la concentración de calcio en la sangre.

a) Las glándulas paratiroides, del tamaño de una arveja, son las más pequeñas glándulas endocrinas conocidas. Producen la parathormona que aumenta la concentración de calcio en la sangre. La calcitonina, producida por la glándula tiroides, disminuye la concentración de calcio en sangre.

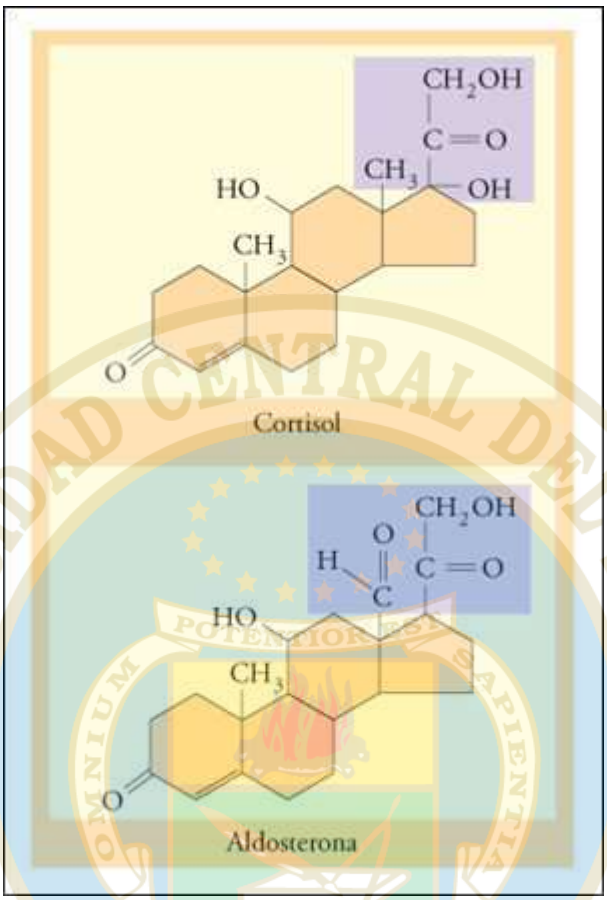


b) Regulación de la concentración de calcio en la sangre. Cuando el nivel de calcio en la sangre es alto, el tiroides secreta calcitonina que inhibe la disolución de calcio procedente de los huesos. Cuando la concentración de calcio en la sangre es baja, las glándulas paratiroides secretan parathormona que estimula la liberación de calcio a la sangre; estimula la absorción de calcio por las paredes intestinales y reduce la excreción por los riñones.

Las glándulas suprarrenales

Las glándulas suprarrenales -o adrenales- se sitúan por encima de los riñones, y están compuestas por dos zonas claramente diferenciables en cuanto a su estructura y a su función: la corteza y la médula suprarrenal. Las glándulas suprarrenales -o adrenales- se sitúan por encima de los riñones, y están compuestas por dos zonas claramente diferenciables en cuanto a su estructura y a su función: la corteza y la médula suprarrenal.

La corteza suprarrenal es la fuente de varias hormonas esteroides. Algunos de estos corticosteroides representan pasos intermedios en la síntesis de varias hormonas, aunque la mayoría de ellos tienen alguna actividad hormonal. En los seres humanos hay dos grupos principales de esteroides adrenocorticales: los glucocorticoides y los mineralocorticoides.



Las estructuras químicas de representantes de los dos grupos principales de hormonas secretadas por la corteza suprarrenal.

El cortisol es un glucocorticoide y la aldosterona es un mineralocorticoide. Las hormonas de ambos grupos son esteroides, identificados por su estructura característica de cuatro anillos. Como puede verse, las diferencias en la estructura molecular del cortisol y la aldosterona son menores; sin embargo, sus papeles fisiológicos son profundamente diferentes.

Los glucocorticoides promueven la formación de glucosa a partir de proteínas y grasas y disminuyen la utilización de glucosa por la mayoría de las células, excepto las del cerebro y del corazón. Así se priorizan las actividades de estos órganos vitales a expensas de otras funciones corporales. La liberación de glucocorticoides se incrementa durante períodos de estrés. Los glucocorticoides actúan en forma complementaria a la del sistema nervioso simpático.

Los glucocorticoides, además, suprimen las respuestas inflamatoria e inmune lo que explicaría por qué en situaciones de estrés uno se encuentra más susceptible a enfermarse. Dadas sus propiedades inmunosupresoras, el cortisol y otros glucocorticoides se utilizan a veces en el tratamiento de enfermedades autoinmunes y en reacciones alérgicas graves; pero pueden tener efectos colaterales serios en altas dosis.

Las hormonas de la corteza suprarrenal son secretadas en respuesta a la hormona adrenocorticotrófica o corticotrofina (ACTH), que a su vez es liberada por la glándula hipófisis en respuesta a la estimulación del hipotálamo a través de la CRH (hormona liberadora de corticotrofina).

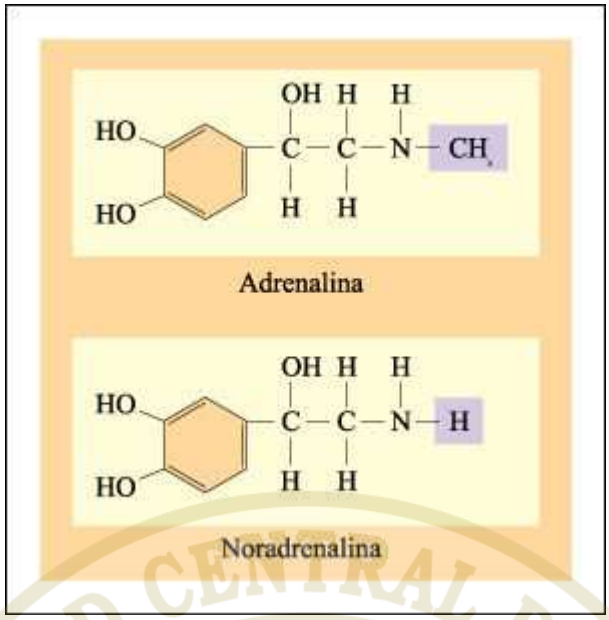
Como ocurre con la tiroxina, la secreción de glucocorticoides es inhibida por la retroalimentación negativa ejercida sobre el hipotálamo y la hipófisis y también intervendría una interleucina secretada por monocitos y macrófagos. La evidencia actual sugiere que las actividades inmunosupresoras de los corticosteroides pueden ser parte del mecanismo normal de regulación que interrumpe las respuestas inflamatoria e inmune cuando han finalizado su trabajo. Este tipo de interacciones se encuentra bajo control del sistema nervioso central; así, no sólo se habla de interacciones neuroendocrinas, sino también de aquellas neuroinmunes.

Un segundo grupo de hormonas secretadas por la corteza suprarrenal son los mineralocorticoides, como la aldosterona. Estos corticoides intervienen en la regulación de iones, particularmente sodio y potasio. El sodio es el principal catión extracelular, y por lo tanto, el más importante electrolito del plasma y del fluido extracelular. Influye en las membranas plasmáticas de todas las células -sobre todo en las membranas de tejidos excitables como el neuronal o el muscular-, y también es fundamental en la regulación del volumen de agua y la presión sanguínea. La concentración del ion potasio, al ser el principal electrolito intracelular, se mantiene estrechamente regulada, y cambios en sus niveles pueden tener consecuencias graves para las funciones cardíaca y cerebral.

Los mineralocorticoides afectan el transporte de iones a través de las membranas celulares de los nefrones y, así, tienen efectos importantes en las concentraciones iónicas de la sangre y en la retención y pérdida de agua por parte del cuerpo. Un aumento en la secreción de aldosterona provoca una mayor reabsorción de sodio en el túbulo distal y en el conducto colector del nefrón e incrementa la secreción de potasio en ellos. La aldosterona actúa junto con el sistema renina-angiotensina. La renina es una enzima liberada por los riñones en respuesta a la reducción en la presión sanguínea causada, por ejemplo, por una disminución en el consumo de sodio. La renina activa la conversión del angiotensinógeno (producido en el hígado) en angiotensina lo que, a su vez, aumenta la presión sanguínea en forma directa; además, aumenta la secreción de aldosterona. La aldosterona también aumenta la presión en forma indirecta, a través de un aumento de la reabsorción de sodio en los túbulos renales.

Además de los glucocorticoides y los mineralocorticoides, la corteza suprarrenal produce pequeñas cantidades de hormonas sexuales masculinas en varones y mujeres.

La médula suprarrenal, la porción central de la glándula suprarrenal, constituye una modificación de un ganglio del sistema simpático, una división del sistema nervioso autónomo. Está formada por células neurosecretoras cuyas terminales secretan adrenalina y noradrenalina en el torrente sanguíneo. Estas hormonas incrementan la frecuencia y la fuerza del latido cardíaco, la presión sanguínea, la respiración y dilatan las vías respiratorias. También incrementan la concentración de glucosa en el torrente sanguíneo. La médula suprarrenal es estimulada por fibras nerviosas simpáticas y, así, refuerzan la actividad simpática, responsable de las actividades de "ataque o huida".



Las estructuras químicas de la adrenalina y la noradrenalina.

Las estructuras químicas de la adrenalina y la noradrenalina (epinefrina y norepinefrina), hormonas secretadas por la médula suprarrenal. Estos compuestos son aminoácidos modificados conocidos como catecolaminas, caracterizados por anillos de seis lados que tienen dos grupos de hidroxilos. Son sintetizados a partir del aminoácido tirosina.

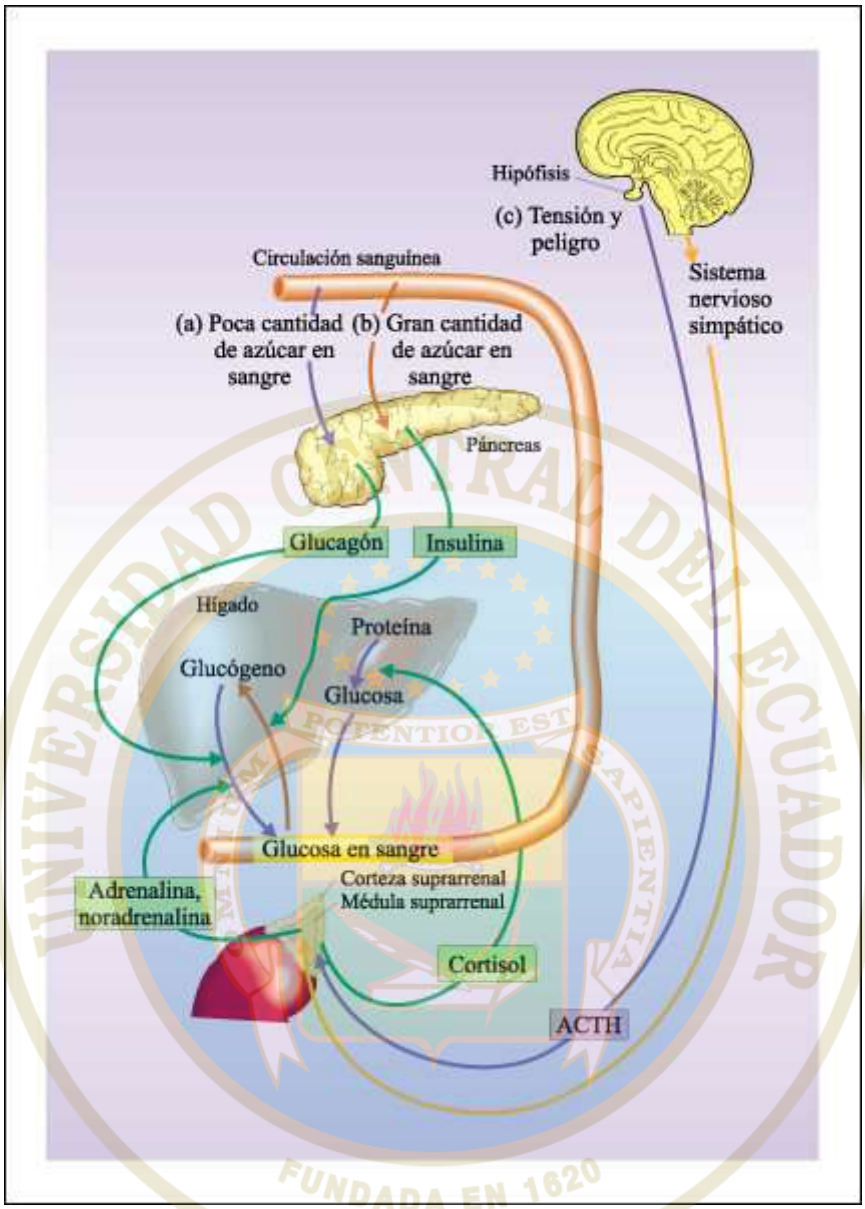
Páncreas

El páncreas es una glándula con una función hormonal dual. Por un lado secreta hormonas de actividad exocrina, enzimas hidrolíticas y soluciones de pH básico, ambas con acción digestiva. Por otra parte, tiene una función endocrina llevada a cabo por las células de los islotes de Langerhans del páncreas, fuente de insulina y glucagón, que intervienen en la regulación del metabolismo de la glucosa. La insulina es secretada en respuesta a un incremento en la concentración de azúcar o de aminoácidos en la sangre y baja la concentración de azúcar en la sangre, estimulando su absorción y utilización de glucosa por las células y su conversión en glucógeno. Cuando hay una deficiencia de insulina, como ocurre en personas con diabetes mellitus, la concentración de azúcar en la sangre se incrementa tanto que no toda la glucosa que entra al riñón puede ser reabsorbida. La pérdida de glucosa está acompañada por pérdida de agua y la deshidratación resultante, que puede llevar a un colapso de la circulación, es una de las causas de muerte en un diabético no tratado.

El glucagón incrementa la concentración de azúcar en la sangre, estimula la degradación de glucógeno a glucosa en el hígado y la degradación de grasas y proteínas, lo que disminuye la utilización de glucosa por parte de las células.
La somatostatina, encontrada originalmente en el hipotálamo, ha sido ahora también aislada de un tercer tipo de células de los islotes del páncreas.

Es liberada del páncreas durante la digestión y ejerce una variedad de efectos inhibidores en el tubo digestivo que ayudan a regular el ritmo la glucosa y otros nutrientes absorbidos por el torrente sanguíneo. Sin embargo, la función más caracterizada de la somatostatina es de tipo local, por la cual inhibe la secreción de

insulina y glucagón. En este circuito también existe una inhibición de la secreción de glucagón por parte de la insulina.



Regulación hormonal de la glucosa sanguínea.

a) Cuando la concentración de azúcar en la sangre es baja, el páncreas libera glucagón, que estimula la degradación de glucógeno y la salida de glucosa del hígado. b) Cuando la concentración de azúcar en la sangre es elevada, el páncreas libera insulina, que "retira" la glucosa del torrente sanguíneo incrementando su absorción por las células y promoviendo su conversión en glucógeno. c) En condiciones de estrés, la ACTH estimula a la corteza suprarrenal que produce cortisol y otras hormonas relacionadas, incrementándose la degradación de proteínas y su conversión en glucosa en el hígado. Al mismo tiempo, la estimulación de la médula suprarrenal por el sistema nervioso autónomo produce la liberación de adrenalina y noradrenalina, que también elevan la concentración de azúcar en la sangre. La hormona de crecimiento y la somatostatina también afectan los niveles de glucosa en la sangre.

La glándula pineal

La glándula pineal es pequeña y está ubicada cerca del centro del cerebro en los seres humanos, mientras que en los vertebrados inferiores se encuentra en una posición más superficial. Contiene células sensibles a la luz.

La glándula pineal secreta la hormona melatonina en forma rítmica, con valores máximos durante la noche y una rápida caída durante el día. La exposición a la luz durante el ciclo de oscuridad interrumpe la producción de melatonina. Esta hormona es capaz de movilizar los pigmentos de la piel y aclararla en ciertos animales como las larvas de anfibios, pero su función más conservada a lo largo de la escala zoológica tiene que ver con su secreción nocturna: actúa como una señal de la noche. Dado que la longitud de la noche varía de acuerdo a la estación del año, la secreción de melatonina puede ser también interpretada como un "calendario" biológico que responde al fotoperíodo.

La melatonina inhibe el desarrollo de las gónadas en algunas especies; su producción aumenta en el invierno y disminuye en el verano, participa de los procesos de cambio de actividad y volumen gonadal en animales de reproducción estacional y en los seres humanos puede ester implicada en la maduración sexual.

La melatonina parece ser capaz de mover las agujas del reloj biológico y así, se propone que su administración podría ser eficaz para acelerar los ajustes frente a cambios de hora como los producidos luego de vuelos transmeridiamos de larga duración (jet-lag). Efectivamente, existen receptores para la melatonina en los núcleos supraquiasmáticos del hipotálamo, sede del reloj biológico circadiano en mamíferos y que podrían ser parte de un mecanismo de control de los ritmos biológicos.

Prostaglandinas

Las prostaglandinas se encuentran entre las más potentes de todas las sustancias producidas y liberadas por las células.

Desde su descubrimiento inicial, en el semen, se han identificado un gran número de prostaglandinas, todas ellas relacionadas estructuralmente, pero con una variedad de efectos diferentes y, a veces, directamente opuestos. Las prostaglandinas son un buen ejemplo de hormonas locales, que actúan sobre las mismas células (autocrinas) que las secretan o en la vecindad de ellas (paracrinas).

Aunque las prostaglandinas tienen propiedades hormonales, difieren de otras hormonas en varios aspectos significativos: 1) Son ácidos grasos. 2)Son producidas por las membranas celulares de casi todos -si no todos- los órganos del cuerpo. 3) Sus tejidos blanco son generalmente los mismos tejidos en los que son producidas. 4) Producen efectos notables en concentraciones extremadamente bajas.

Además, se liberan en cantidades muy pequeñas y son degradadas rápidamente por sistemas enzimáticos del cuerpo. Las prostaglandinas participan en la contracción muscular necesaria para el movimiento del semen y también en las contracciones uterinas durante el parto. También juegan un importante papel en la regulación de la temperatura por parte del hipotálamo y en la respuesta inflamatoria: los efectos antipiréticos y antiinflamatorios de las aspirinas tienen que ver con la inhibición de la síntesis de prostaglandinas.

Entre las prostaglandinas se encuentra un grupo de sustancias conocidas como leucotrienos, que son producidos principalmente por los distintos leucocitos que intervienen en las respuestas inflamatoria e inmune. Los leucotrienos incluyen las interleucinas liberadas por los linfocitos T colaboradores activadas, así como una variedad de moléculas liberadas por macrófagos y mastocitos estimulados.

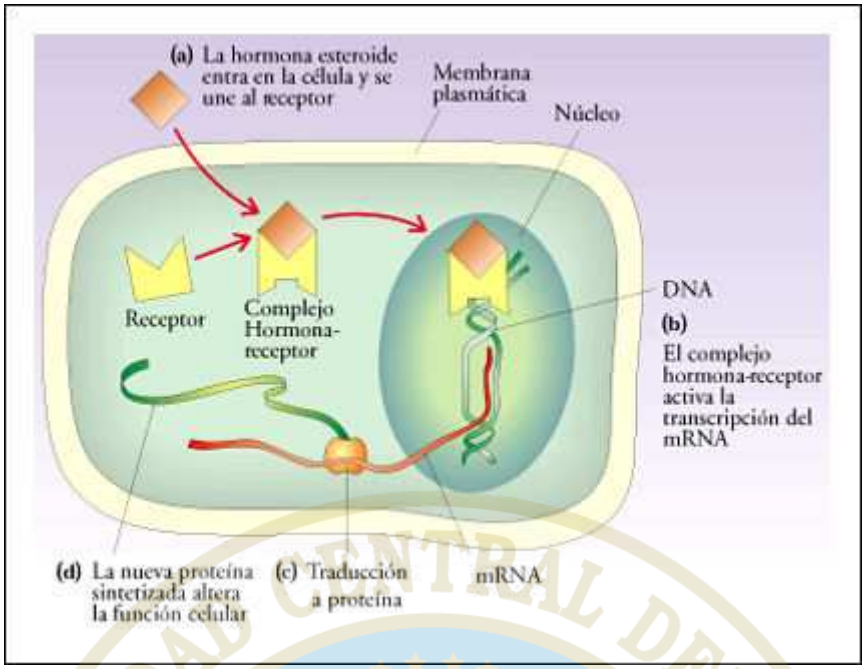
Mecanismos de acción de las hormonas

La mayoría de las hormonas diseminan sus mensajes por todo el organismo. Que estos mensajes sean o no recibidos y ejerzan su acción depende tanto del tejido blanco como de la hormona. Los tejidos blanco pueden ser receptores en ciertas circunstancias y no serlo en otras. Por ejemplo, una hormona puede ejercer su acción sólo cuando está actuando en concierto con otras hormonas. La clave para esta especificidad de la acción hormonal radica en las moléculas de receptores que tienen configuraciones muy precisas que les permiten unirse a una molécula en particular.

Las hormonas ejercen su acción al menos por dos mecanismos diferentes: algunas entran a las células, se combinan con un receptor intracelular y ejercen una influencia directa sobre la transcripción de RNA; otras se combinan como receptores sobre la superficie de las membranas de las células blanco, la combinación hormona-receptor puede ingresar al citoplasma o puede provocar la liberación de un "segundo mensajero" que desencadena una serie de acontecimientos dentro de la célula.

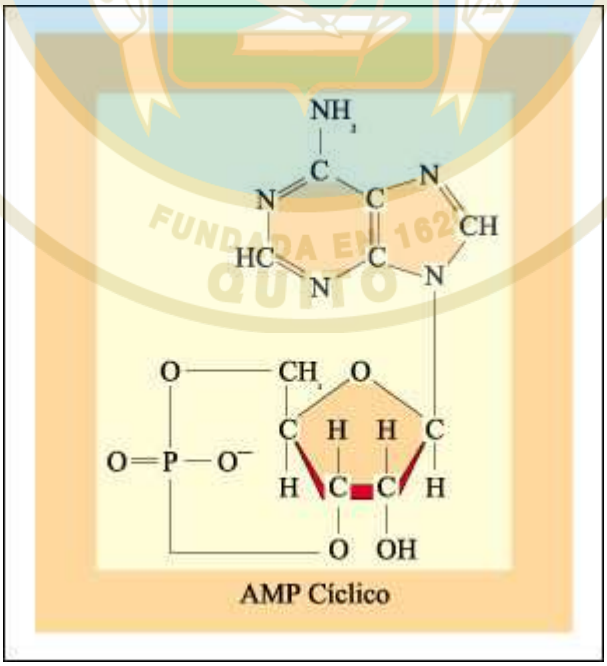
Las hormonas esteroides son relativamente pequeñas, solubles en lípidos. Por eso entran libremente a las células y se combinan con un receptor intracelular en el citoplasma de sus células blanco.

Las hormonas proteicas y peptídicas, así como varios aminoácidos modificados, no pueden atravesar la membrana plasmática y actúan por la combinación con receptores de las membranas de las células blanco. Este es el caso de las hormonas catecolaminas, peptídicas y proteicas, tales como la adrenalina, la insulina y el glucagón, que se combinan como moléculas receptoras sobre la superficie de las membranas de las células blanco. La combinación hormona-receptor puede ser llevada al citoplasma por endocitosis mediada por receptor, o la combinación puede provocar la liberación de un "segundo mensajero". Éste, a su vez, desencadena una serie de acontecimientos dentro de la célula que es responsable de los resultados finales de la actividad hormonal. El AMP cíclico ha sido identificado como el segundo mensajero en muchas de estas interacciones.



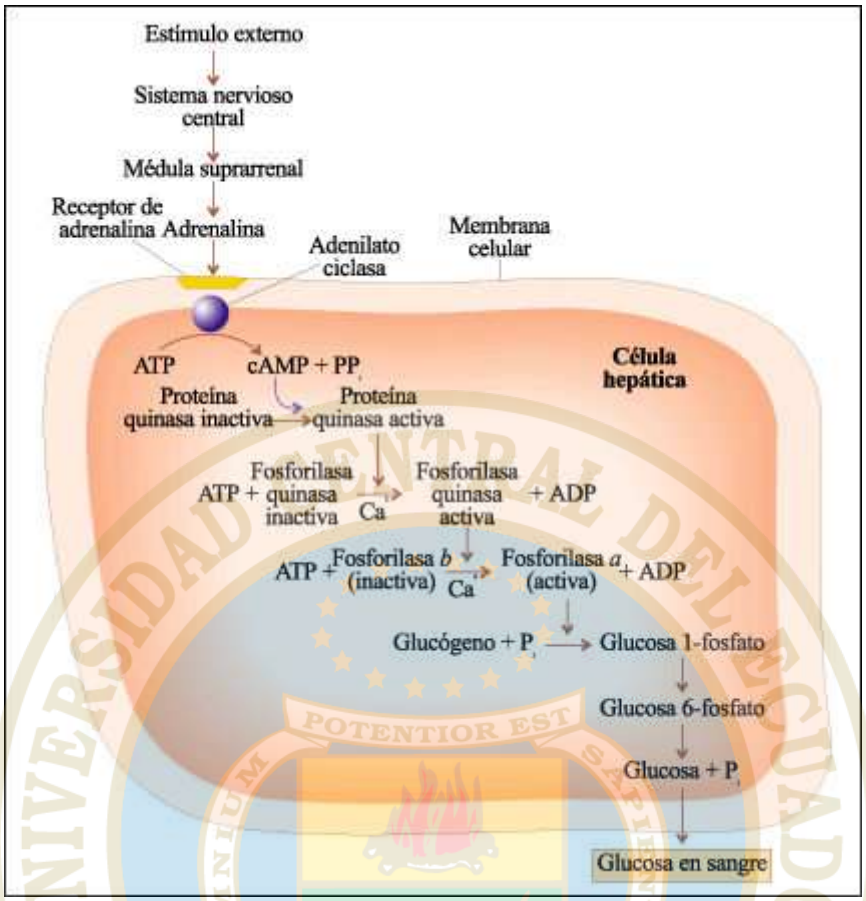
Mecanismos de acción de una hormona esteroidea.

a) La hormona soluble en lípidos atraviesa la membrana celular hacia el citoplasma. En su célula blanco, la hormona encuentra un receptor específico al cual se une. El complejo hormona-receptor pasa luego al núcleo (b), donde se inicia la transcripción de mRNA a partir del DNA. c) Después del procesamiento, el mRNA es traducido a proteína. d) Dependiendo de la hormonas y de la célula blanco en particular, la proteína recién sintetizada puede ser una enzima, otra hormona u otro producto que generan cambios que constituyen la respuesta celular de la hormona.



El AMP cíclico y la adrenanalina.

a) El AMP cíclico actúa como un "segundo mensajero" en diferentes tipos de células. El AMP cíclico se forma a partir del ATP.



b) La adrenalina provoca una cascada de reacciones amplificadoras en las células hepáticas. La unión de unas pocas moléculas de adrenalina a sus receptores específicos en la superficie externa de la membrana celular inicia una serie de reacciones enzimáticas que resultan en la liberación de una cantidad muy grande de glucosa en la sangre.

En otras células, la interacción hormona-receptor resulta en un aumento en los niveles citoplasmáticos del ion calcio, a partir de su liberación de reservorios intracelulares. El calcio puede activar una proteína regulatoria, la calmodulina, que activa enzimas como proteína-quinasas o fosfatasas, iniciando así otra cadena de transducción de señales que amplifican el mensaje original de la hormona.

Además de compartir los mismos segundos mensajeros, se ha encontrado que muchas hormonas de mamíferos se encuentran en otros grupos de animales. Por ejemplo, existe insulina en las moscas de la fruta, en las lombrices de tierra, en los protistas, en los hongos y hasta en E. coli.

Estos descubrimientos de la universalidad de las hormonas son otros tantos ejemplos del largo hilo de historia evolutiva que engarza a todos losorganismos.

Interacciones entre el sistema endocrino y el nervioso

Los dos grandes sistemas de comunicación interna del organismo, el sistema endocrino y el nervioso, no sólo complementan estrechamente sus funciones sino

que también controlan mutuamente sus acciones. El estudio de esta continua interacción constituye la neuroendocrinología.

Por una parte, se pueden considerar los casos de comunicación entre células o moléculas -como la inervación glandular- en la que el sistema nervioso envía una señal química (el neurotransmisor) y controla la secreción de la hormona en cuestión. Las moléculas liberadas por las neuronas a la circulación (en lugar de ser secretadas hacia el espacio sináptico) reciben el nombre de neurohormonas.

Por otra parte, las hormonas liberadas por las diversas glándulas del organismo pueden actuar a nivel del sistema nervioso central mediante la interacción con receptores específicos y así, modificar el comportamiento del individuo. De esta manera, el sistema endocrino es capaz de influenciar el comportamiento sexual o incluso el nivel de agresividad.

La interacción neuroendocrina es también responsable del control del comportamiento alimentario.



El cuarto Blanco - Biblioteca Web

Capítulo 47. Integración y control II: el sistema nervioso

El sistema nervioso, junto con el sistema endocrino, integra y controla las numerosas funciones que capacitan a un animal para regular su ambiente interno y reaccionar y enfrentar al ambiente externo.

Dentro del reino animal se puede constatar una complejidad sensorial creciente, una mayor capacidad de procesamiento de la información y una tendencia a la centralización de grupos neuronales en ganglios. La evolución ha favorecido una especialización en los sistemas nerviosos en recibir información, codificarla y transmitirla de neurona en neurona.

El sistema nervioso central consta del cerebro y la médula espinal, que en los vertebrados, están contenidos en el cráneo y la columna vertebral. La porción del sistema nervioso que se encuentra fuera del sistema nervioso central constituye el llamado sistema nervioso periférico.

En los vertebrados, las neuronas de salida del sistema nervioso periférico están organizadas en dos divisiones principales: el sistema nervioso somático y el sistema nervioso autónomo. El sistema autónomo tienen a su vez dos ramas- el sistema simpático y el parasimpático- que son anatómica, fisiológica y funcionalmente distintas. La unidad funcional del sistema nervioso es la neurona o célula nerviosa. Una neurona está formada por dendritas que reciben estímulos; un cuerpo celular

que contiene el núcleo y la maquinaria metabólica que también recibe estímulos y un axón o fibra nerviosa, que envía estímulos a otras células.

La información recibida de los ambientes interno y externo, y las instrucciones llevadas hacia los efectores son transmitidas en el sistema nervioso en forma de señales electroquímicas. En el estado de reposo, hay una diferencia en carga eléctrica entre el interior y el exterior de la membrana celular del axón -el potencial de reposo-. Luego de la estimulación apropiada ocurre un potencial de acción, que es una inversión transitoria en la polaridad de la membrana. El potencial de acción que se transmite a lo largo de la membrana axónica es el impulso nervioso. Como todos los potenciales de acción tienen la misma amplitud, el mensaje llevado por un cierto axón puede variar sólo con un cambio en la frecuencia o en el patrón de los potenciales de acción. En las fibras mielínicas, el impulso nervioso salta de un nodo a otro de la vaina de mielina, acelerándose así la conducción.

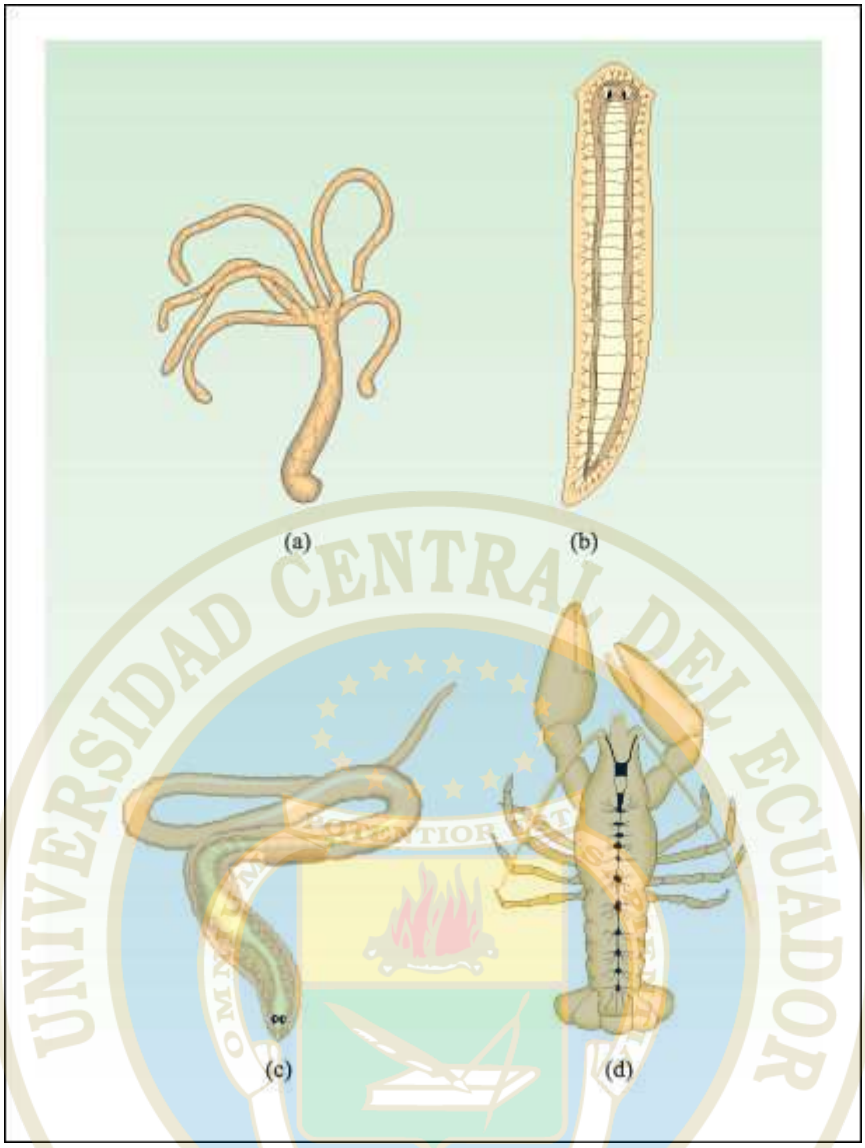
Las neuronas transmiten señales a otras neuronas a través de uniones llamadas sinapsis. En la mayoría de las sinapsis, la señal cruza la hendidura sináptica en forma de una sustancia química, un neurotransmisor, que se une a un receptor específico en la membrana de la célula postsináptica.También intervienen neuromoduladores. La unión de un neurotransmisor o de un neuromodulador a su receptor puede abrir o cerrar un canal iónico de membrana o poner en movimiento un segundo mensajero. El efecto final es un cambio en el voltaje de la membrana de la célula postsináptica.

Una sola neurona puede recibir señales de muchas sinapsis y, según la suma de las señales excitadoras e inhibidoras, se iniciará o no un potencial de acción en su axón. Así, las neuronas individuales funcionan como importantes centros de transmisión y control en la integración de la información por el sistema nervioso.

Evolución de los sistemas nerviosos

Al comparar los sistemas nerviosos de los invertebrados, desde los más simples hasta los complejos, se evidencia una tendencia a la concentración de tejido nervioso en zonas especializadas y protegidas.

En los vertebrados, el sistema nervioso es dorsal, y se encuentra notablemente desarrollado. Sus centros principales de procesamiento -la médula espinal y el cerebro- están encerrados y protegidos por los huesos de la columna vertebral y del cráneo. En la evolución de los vertebrados se observa una tendencia hacia la cefalización. La integración precisa que acompaña a esta centralización posibilita comportamientos complejos.



a) Hydra, un cnidario; b) una planaria; c) una la lombriz de tierra. d) un cangrejo de río.

En Hydra a), un cnidario, el impulso nervioso se propaga de modo difuso a lo largo de la red nerviosa desde el área de estimulación. En la planaria, b), hay dos cordones nerviosos longitudinales y cierta agregación de ganglios y órganos sensoriales en el extremo anterior. En los anélidos, como la lombriz de tierra c), los cordones nerviosos longitudinales están fusionados en un doble cordón nervioso ventral. En el cangrejo de río d), un artrópodo, el cordón nervioso también es doble y ventral, con una serie de ganglios, casi tan grandes como el cerebro, que controlan segmentos particulares del cuerpo.

Organización del sistema nervioso de los vertebrados

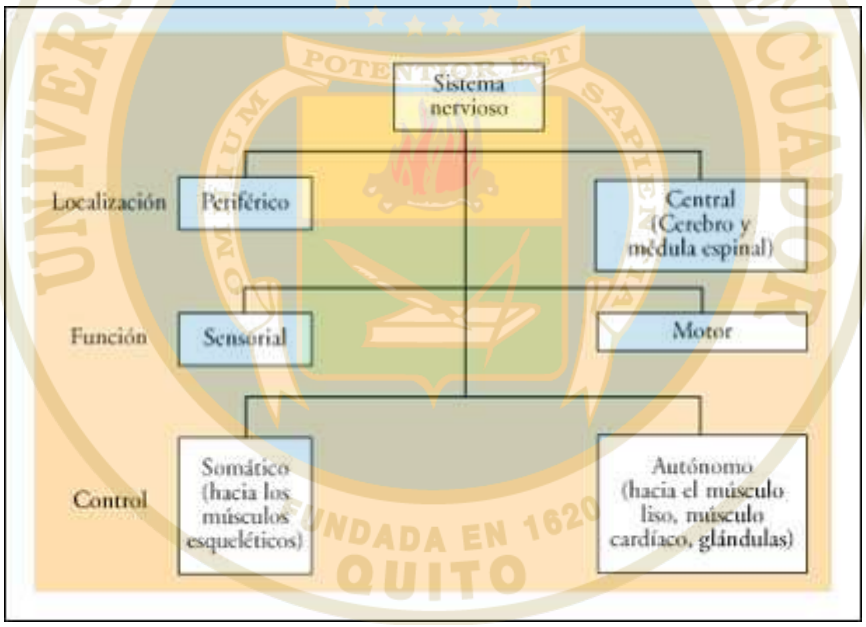
El sistema nervioso de los vertebrados tiene subdivisiones que pueden ser distinguidas por criterios anatómicos, fisiológicos y funcionales. La principal es la subdivisión en sistema nervioso central -el cerebro y la médula espinal- y sistema nervioso periférico -las vías sensoriales y motoras que llevan información hacia y desde el sistema nervioso central-. Las vías motoras se dividen a su vez en el sistema nervioso somático, con control voluntario sobre el músculo esquelético y en

el sistema nervioso autónomo, que controla en forma inconsciente al músculo liso, al cardíaco y a las glándulas. El sistema autónomo, a su vez, se subdivide en sistema simpático y sistema parasimpático.

La unidad funcional del sistema nervioso es la neurona, que tiene un cuerpo celular, un axón y frecuentemente muchas dendritas. Hay cuatro clases de neuronas: neuronas sensoriales; interneuronas; neuronas de proyección y neuronas motoras. Muchas están rodeadas y aisladas por células de la glia, llamadas neuroglia en el sistema nervioso central y células de Schwann en el sistema nervioso periférico.

Las células de la glia, si bien no participan directamente en la producción del impulso nervioso, proveen la vaina de mielina que acelera la transmisión de las señales a través de las neuronas, actúan como tejido de sostén, facilitan la nutrición de las neuronas y la remoción de sus desechos metabólicos y sirven como guías para el desarrollo neuronal.

En vertebrados e invertebrados, los cuerpos de las células nerviosas frecuentemente se encuentran agrupados en ganglios si se encuentran a nivel del sistema nervioso periférico y núcleos si están en el sistema nervioso central. Los axones, que constituyen las fibras nerviosas, también se agrupan formando haces: se llaman tractos cuando están en el sistema nervioso central y nervios cuando están en el sistema nervioso periférico.



Subdivisiones del sistema nervioso de un vertebrado como el Homo sapiens.

El sistema nervioso de los vertebrados consiste en un sistema nervioso central -el cerebro y la médula espinal- y un sistema nervioso periférico -una vasta red de nervios que conectan el sistema nervioso central con todas las otras partes del cuerpo-. Las neuronas sensoriales llevan información al sistema nervioso central y las neuronas motoras la llevan desde ese sistema. Las neuronas motoras están organizadas en los sistemas somático y autónomo, y el sistema autónomo contiene dos divisiones: la simpática y la parasimpática.Dentro del sistema nervioso central, la médula espinal constituye el enlace entre el cerebro y el resto del cuerpo. Es un cilindro delgado que en un corte transversal se ve dividido en un área central de materia gris y un área externa de materia blanca. La materia gris de la médula consiste fundamentalmente en interneuronas, cuerpos celulares de neuronas

motoras y neuroglia. La materia blanca consiste en tractos de fibras que corren a lo largo de la médula espinal, formados principalmente por axones.

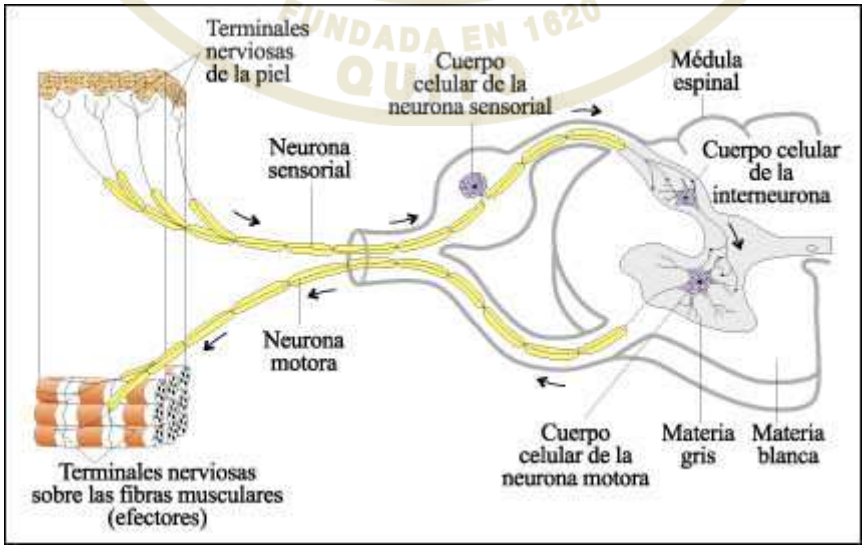
La médula se continúa con el tallo cerebral, en la base del cerebro; éste contiene tractos de fibras que conducen señales hacia y desde la médula espinal y también los cuerpos celulares de las neuronas cuyos axones inervan los músculos y las glándulas de la cabeza. Además, dentro del tallo cerebral hay núcleos que controlan algunas de las funciones reguladoras automáticas importantes, como el control de la respiración y de la presión sanguínea.

El sistema nervioso central se encuentra protegido además por capas de membranas -las meninges- que regulan el pasaje de sustancias desde la circulación general hacia el tejido nervioso -la barrera hematoencefálica- y hacia el líquido cefalorraquídeo -la barrera hematocefalorraquídea-. Las células gliales que rodean a esos capilares también contribuyen a establecer una barrera.

Sólo atraviesan las barreras las sustancias liposolubles y de bajo peso molecular. Existen zonas del sistema nervioso central que se encuentran por fuera de estas barreras, y que funcionan como sensores del estado del organismo.

El sistema nervioso periférico está constituida por neuronas cuyos axones se extienden desde el sistema nervioso central a los tejidos y órganos del cuerpo. Incluyen tanto a neuronas motoras eferentes como a neuronas sensoriales, aferentes. Las fibras de las neuronas motoras y de las neuronas sensoriales están unidas formando nervios: los nervios craneales y los nervios espinales. Pares de nervios espinales entran y salen de la médula a través de espacios entre las vértebras.

Los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales están en los ganglios de la raíz dorsal por fuera de la médula espinal, y las fibras sensoriales llegan al lado dorsal de la médula espinal -en donde pueden establecer sinapsis con neuronas de proyección, interneuronas o neuronas motoras- o bien ascender hacia el cerebro. Las fibras de las neuronas motoras emergen de la zona ventral de la médula espinal. Los cuerpos celulares de las neuronas motoras localizados en la médula espinal pueden recibir señales de neuronas de proyección, de interneuronas y de neuronas sensoriales. Los cuatro tipos de neuronas frecuentemente están interconectadas en los arcos reflejos.



Un arco reflejo polisináptico.

Las terminales nerviosas libres de la piel, cuando se estimulan de manera apropiada, transmiten señales a lo largo de la neurona sensorial a una interneurona en la médula espinal. La interneurona transmite la señal a una neurona motora. En consecuencia, las fibras musculares se contraen.Las neuronas de proyección, que no se muestran aquí, también son estimuladas por la neurona sensorial y llevan la información sensorial al cerebro.

El sistema nervioso somático se divide en "voluntario" -controla los músculos esqueléticos que pueden moverse a voluntad- e "involuntario" -incluye los nervios motores que controlan al músculo cardíaco, las glándulas y el músculo liso-.

Anatómicamente, las neuronas motoras del sistema somático son distintas y están separadas de las del sistema nervioso autónomo, aunque los axones de ambos tipos pueden ser llevados dentro del mismo nervio.

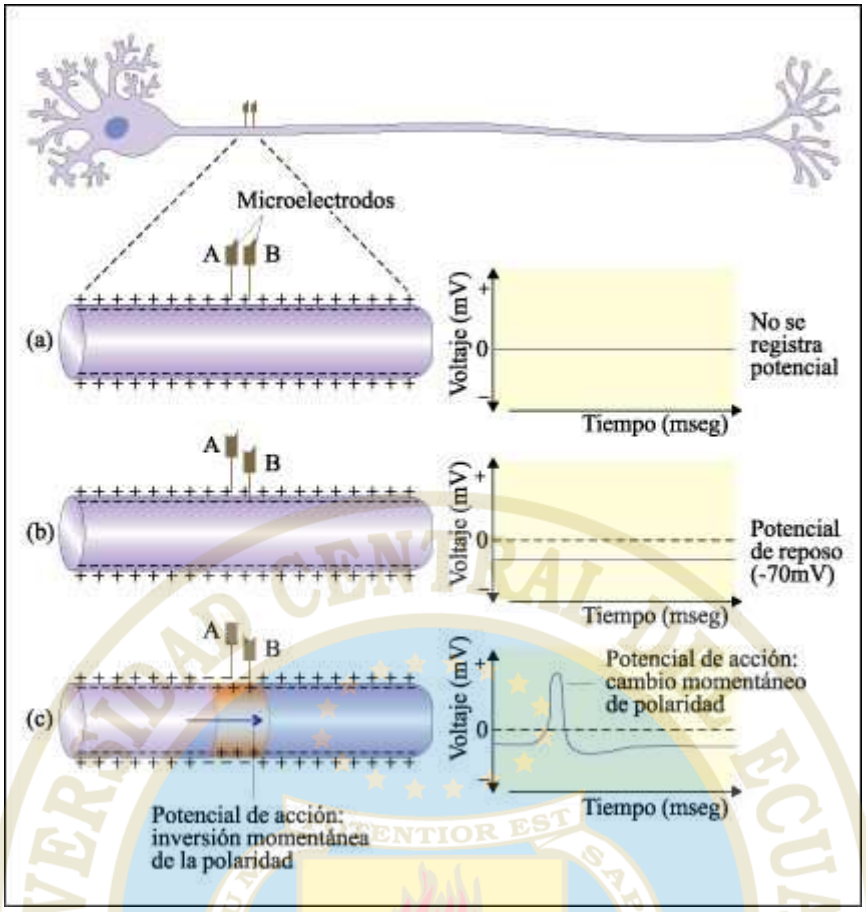
Las divisiones del sistema nervioso autónomo -simpática y parasimpática- son anatómica, fisiológica y funcionalmente distintas. Funcionalmente, los sistemas simpático y parasimpático son generalmente antagónicos. La mayoría de los órganos internos están inervados por axones de ambos sistemas y la regulación homeostática del cuerpo depende de la cooperación de estas divisiones del sistema autónomo y de la actividad de las glándulas endocrinas. El sistema parasimpático está involucrado primariamente en las actividades restauradoras del cuerpo.

La estimulación parasimpática hace más lenta la frecuencia cardíaca, incrementa los movimientos del músculo liso de la pared intestinal, y estimula la secreción de las glándulas salivales y de las glándulas digestivas del estómago. El sistema simpático, por el contrario, prepara el cuerpo para la acción. Los rasgos físicos del miedo, como el aumento de las frecuencias cardíaca y respiratoria, entre otros, resultan de la descarga aumentada de neuronas del sistema simpático.

El impulso nervioso

La conducción nerviosa está asociada con fenómenos eléctricos. La diferencia en la cantidad de carga eléctrica entre una región de carga positiva y una región de carga negativa se llama potencial eléctrico. Casi todas las membranas plasmáticas tienen una diferencia de potencial eléctrico -el potencial de membrana- en el que el lado interno de la membrana es negativo respecto al lado externo.

La transmisión del impulso nervioso es diferente de una corriente eléctrica: el impulso nervioso no experimenta disminución entre los extremos del axón; es mucho más lento que una corriente eléctrica y, a diferencia de ésta, la intensidad del impulso siempre es la misma: o bien no hay impulso nervioso en respuesta a un estímulo de una fibra nerviosa, o hay una respuesta máxima.



El potencial eléctrico a través de la membrana del axón se mide con microelectrodos conectados a un osciloscopio.

a) Cuando ambos electrodos están fuera de la membrana, no se registra ninguna diferencia de potencial. b) Cuando un electrodo se coloca dentro de la membrana, el interior de la neurona es negativo con respecto al exterior y la diferencia entre los dos es de aproximadamente 70 milivoltios. Este es el potencial de reposo. c) Al estimular un axón, el impulso nervioso se propaga a lo largo de él; cuando alcanza la región en donde se encuentran los microelectrodos, el osciloscopio muestra una breve inversión de la polaridad: el interior se hace positivo en relación con el exterior. Esta breve inversión en la polaridad es el potencial de acción.

El interior de la membrana está cargado negativamente con respecto al exterior. Esta diferencia de voltaje - la diferencia de potencial- constituye el llamado potencial de reposo de la membrana. Cuando el axón es estimulado, el interior se carga positivamente con relación al exterior. Esta inversión de la polaridad se denomina potencial de acción. El potencial de acción que viaja a lo largo de la membrana constituye el impulso nervioso.

Los potenciales de acción registrados para una misma neurona casi siempre son iguales. La única variación -aunque crítica- es la frecuencia, es decir, el número de impulsos nerviosos que se producen en un tiempo determinado; la frecuencia es directamente proporcional a la intensidad del estímulo.

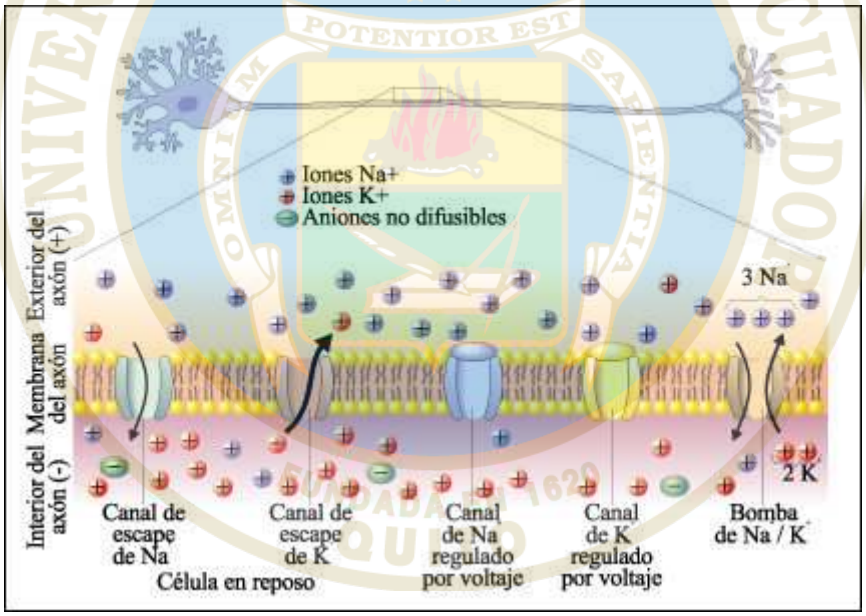
Además de la medición de la actividad de las neuronas, actualmente es posible registrar, en forma macroscópica, la actividad cerebral por métodos no invasivos, por medio de técnicas como la tomografía por emisión de positrones o la resonancia

magnética funcional que permiten determinar qué zonas del cerebro están más o menos activas en base a cambios en distintos parámetros fisiológicos cuando se realizan tareas específicas (sensoriales, motoras o cognitivas). Esta actividad general se correlaciona con la de las neuronas individuales, la cual es determinada con microelectrodos colocados a ambos lados de la membrana neuronal.

El potencial de acción depende del potencial eléctrico neuronal, que, a su vez, es posible por las diferencias en la concentración iónica a cada lado de la membrana. En los axones, las diferencias críticas de concentración involucran iones potasio (K+) e iones sodio (Na+).

La distribución de los iones a ambos lados de la membrana es característica y es gobernada por tres factores: 1) la difusión de partículas a favor de un gradiente de concentración, 2) la atracción de partículas con cargas opuestas y la repulsión de partículas con cargas iguales y 3) las propiedades de la propia membrana.

La bicapa lipídica de la membrana del axón es impermeable a los iones y a la mayoría de las moléculas polares, por lo que el movimiento de partículas a través de la membrana depende de proteínas que proporcionan canales que las partículas pueden atravesar por difusión facilitada o por transporte activo. Los iones son específicos, particularmente Na+ y K+. Otro rasgo significativo de la membrana del axón es la presencia de una proteína integral de membrana -la bomba de sodio-potasio- que bombea iones Na+ hacia afuera del axón e iones K+ hacia adentro.

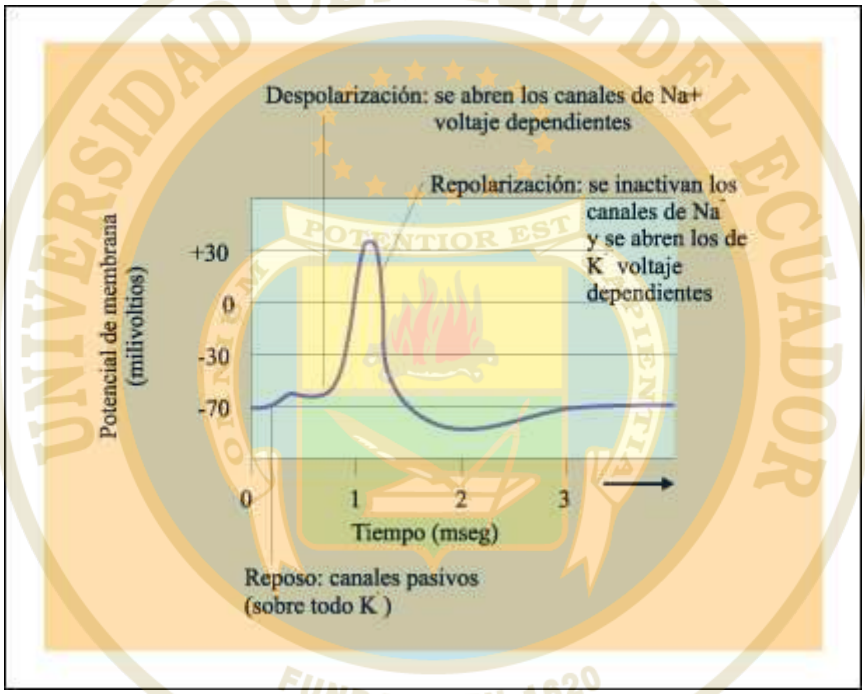


Axón en estado de reposo.

En la bicapa lipídica del axón hay proteínas integrales de membrana que actúan como canales, por los que los iones K+ y Na+ se pueden desplazar entre el citosol de los axones y el líquido intersticial externo. Los distintos tipos de canales son el canal de escape de Na+ y el canal de escape de K+ permanecen siempre abiertos, y durante el estado de reposo permiten la difusión de los iones hacia adentro y hacia fuera del axón siguiendo su gradiente de concentración. Los canales de Na+ y los canales de K+ regulados por voltaje permanecen cerrados durante el estado de reposo. La bomba Na+/ K+ bombea 3 iones Na+ hacia fuera del axón por cada 2 iones K+ bombeados hacia adentro. La concentración de iones K+ es mucho mayor en el citosol que en el líquido intersticial. Por lo tanto, los iones K+ difunden hacia

fuera del axón a través de los canales de escape de K+, a favor de su gradiente de concentración. Los iones más grandes, cargados negativamente, no pueden acompañar a los iones K+ en su camino hacia fuera del axón. En consecuencia, el interior del axón se carga negativamente en relación al exterior. La bomba Na+/ K+ extrae rápidamente iones Na+ del axón, a la vez que aumenta la concentración de iones K+ por el bombeo de esos iones hacia el interior. Con ello se mantienen las diferencias de concentración de las que depende el potencial de la célula en reposo.

La membrana axónica está polarizada, el interior es más negativo que el exterior, lo que determina el potencial de reposo. Esto es lo que hace posible la generación de un potencial de acción. La carga negativa en el interior del axón atrae un cierto número de iones K+ y Na+ que se dirigen hacia el interior del axón por sus respectivos canales de escape. Los iones Na+ se extraen rápidamente del axón gracias a la bomba Na+/ K+, a la vez que aumenta la concentración de iones K+ por el bombeo de esos iones. Con ello se mantienen las diferencias de concentración de las que depende el potencial de la célula en reposo.



El potencial de acción.

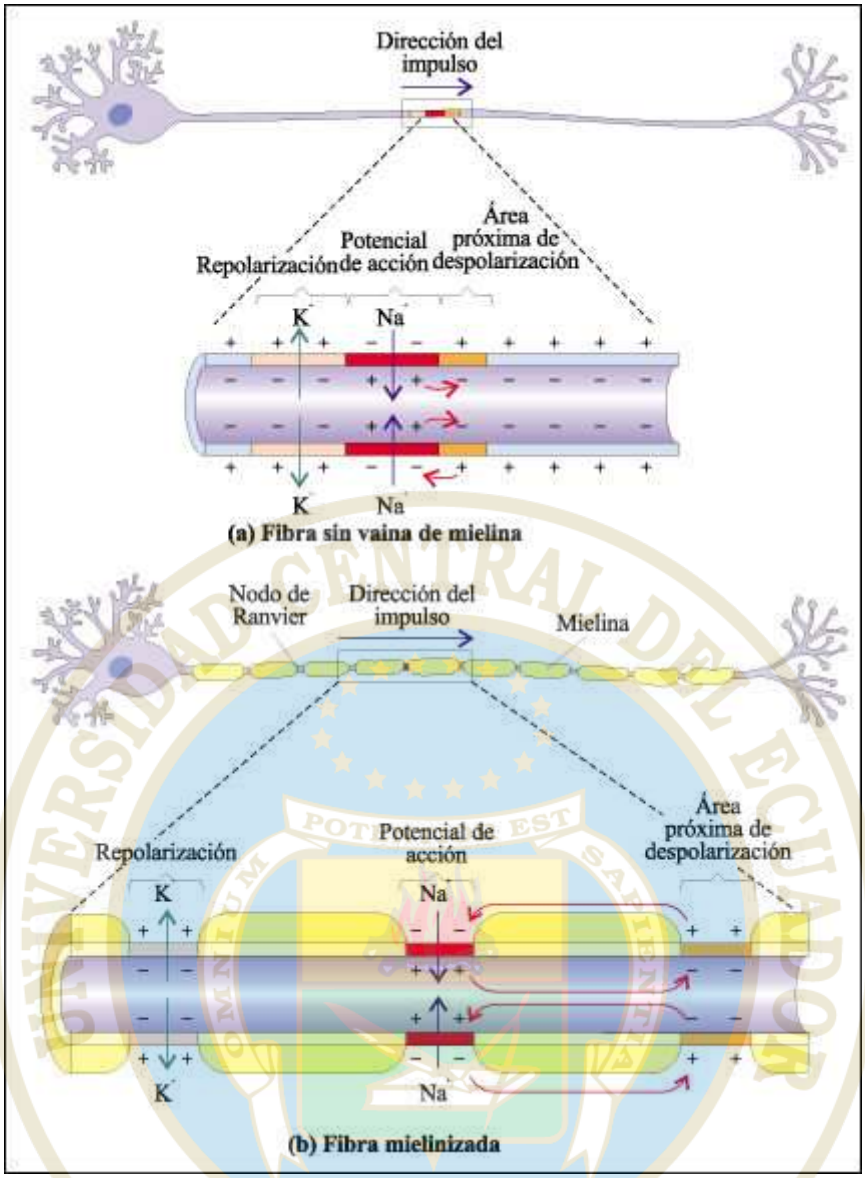
Una porción de la membrana se vuelve momentáneamente muy permeable a los iones Na+ mediante la apertura de canales dependientes de voltaje. Cuando se abren los canales de Na+, los iones pasan precipitadamente al interior y la polaridad de la membrana se invierte. A continuación, aunque no se observa en esta figura, se abren los canales de potasio regulados por voltaje y se inactivan los de sodio regulados por voltaje, lo que lleva a una repolarización de la membrana y al eventual reestablecimiento del estado de reposo. b) Gráfico de un potencial de acción y los movimientos iónicos asociados.

Un aspecto importante del impulso nervioso es que, una vez iniciado, la inversión transitoria de la polaridad continúa moviéndose a lo largo del axón, renovándose continuamente.

El potencial de acción se autopropaga porque en su pico, cuando el interior de la membrana en la región activa es comparativamente positivo, los iones cargados positivamente se mueven desde esta región al área adyacente dentro del axón, que todavía es comparativamente negativa. Como resultado, el área adyacente se despolariza o, sea, se hace menos negativa. Esta despolarización abre los canales de Na+ activos y regulados por voltaje, que permiten que los iones Na+ entren precipitadamente. El incremento resultante en la concentración interna de iones Na+ despolariza la siguiente área contigua de la membrana, haciendo que sus canales iónicos de Na+ se abran y permitiendo que el proceso se repita. Como consecuencia de este proceso de renovación, que se repite a lo largo de toda la membrana, el axón -un conductor muy pobre de la corriente eléctrica- es capaz de conducir un impulso nervioso a una distancia considerable sin que cambie en absoluto la intensidad. El impulso nervioso se mueve en una sola dirección porque el segmento del axón situado "detrás" del sitio donde se produjo el potencial de acción tiene un período refractario breve durante el cual sus canales iónicos de Na+ no se abrirán; así, el potencial de acción no puede retroceder.

Los axones largos de los vertebrados generalmente están envueltos en vainas de mielina, formadas par células de la glia especializadas. La vaina de mielina hace que la propagación del impulso nervioso sea mucho más rápida en los vertebrados que en los invertebrados.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO



Fibras con y sin vaina de mielina.

a) En una fibra sin vaina de mielina, toda la membrana del axón está en contacto con el líquido intersticial. Todas las partes de la membrana contienen canales y bombas de sodio-potasio. b) En una fibra mielinizada, en cambio, solo están en contacto con el líquido intersticial las zonas de la membrana axónica correspondientes a los nodos de Ranvier. Prácticamente todos los canales iónicos y bombas de sodio-potasio se concentran en estas zonas. Así, los potenciales de acción se pueden generar solo en los nodos y el impulso nervioso salta de nodo en nodo, acelerándose la conducción.

Las sinapsis

Las señales viajan de una neurona a otra a lo largo de la unión especializada -la sinapsis- que puede ser de naturaleza química o eléctrica.

La llegada de un potencial de acción a la terminal axónica de la célula presináptica está acompañada por cambios en la concentración iónica. Estos cambios son

transmitidos a través de las uniones nexus a la célula postsináptica, donde despolarizan la membrana celular e inician un nuevo potencial de acción.

Una sinapsis química. La llegada de un potencial de acción en la terminal axónica inicia la fusión de vesículas sinápticas con la membrana del axón, liberando neurotransmisores en el espacio sináptico. Éstos difunden a la célula postsináptica, donde se combinan con receptores específicos de la membrana celular. Una red proteica en el espacio sináptico ancla a las membranas presinápticas y postsinápticas y, en ocasiones, contiene enzimas que degradan las moléculas de neurotransmisor.

Algunos neurotransmisores son sintetizados en el cuerpo celular de la neurona y transportados a los terminales axónicos, donde son "empaquetados" y almacenados en vesículas sinápticas. Otros son sintetizados y se empaquetan dentro de las terminales axónicas. La liberación de las moléculas neurotransmisoras es disparada por la llegada de un potencial de acción al terminal axónico. Después de su liberación, los neurotransmisores son removidos o destruidos rápidamente, interrumpiéndose su efecto; ésta es una característica esencial del control de las actividades del sistema nervioso.

Una variedad de sustancias químicas funcionan como neurotransmisores. En el sistema nervioso periférico, los principales son la acetilcolina y la noradrenalina.

En el sistema nervioso central se han encontrado muchos otros neurotransmisores, incluyendo a las llamadas aminas biógenas (como la noradrenalina) entre ellas la dopamina y la serotonina, ambas derivadas de aminoácidos.

Principales neurotransmisores

Neurotransmisor	Comentarios
	Aminas biógenas
Acetilcolina	Actúa en la placa neuromuscular del sistema nervioso autónomo y de algunas vías dentro del participa en la regulación del ciclo sueño-vigilia. Se sintetiza a partir de colina (mediante la enz transferasa) y se degrada por la enzima acetilcolinesterasa. Los bloqueantes de esta enzima poderosos.
Dopamina Serotonina (5-hidroxitriptamina) Histamina	Actúan en las vías centrales. Relacionados con mecanismos del regulación del sistema motor enfermedad de Parkinson. La dopamina se sintetiza a partir del precursor L-DOPA, que se usa tratamiento de la enfermedad de Parkinson. La serotonina se sintetiza a partir del aminoácido histamina se sintetiza a partir del aminoácido histidina y participa en la respuesta inmune. Ad sinapsis del sistema nervioso central utilizan histamina, en particular, en el hipotálamo.
Noradrenalina (norepinefrina) Adrenalina	Actúan en la porción simpática del sistema nervioso autónomo y de vías dentro del cerebro. S la dopamina y son ambos degradados por la enzima monoaminooxidasa.
	Aminoácidos
GABA Glicina Glutamato Aspartato	Actúan en las vías centrales. Relacionados con mecanismos del regulación del sistema motor neurotransmisor inhibitorio del sistema nervioso central. El efecto de los **barbitúricos §**, el alc anticonvulsivantes está mediado por receptores de GABA. La glicina es uno de los principales inhibitorios a nivel del tronco encefálico y la médula espinal. El glutamato es el principal neuro del sistema nervioso central.
	Neuropéptidos
Sustancia P	Participa en algunas vías del dolor
Neuropéptido Y	Participa en la regulación de varios comportamientos alimentarios
Péptido vasoactivo intestinal (VIP)	Presente en diversas sinapsis del sistema nervioso central y también funcional en el sistema
Arginina vasopresina (AVP)	Presente en las sinapsis del sistema nervioso central, incluyendo el hipotálamo
Galanina	Se propone que también participa en vías relacionadas con el comportamiento alimentario
Péptidos opioides: (encefalinas y endorfinas)	Se sintetizan como un prepropéptido que se cliva y da diversos neurotransmisores. Participan analgesia endógena, y se cree que también participan en muchos otros comportamientos
	Gases
Óxido nítrico (ON)	Se caracterizó inicialmente como el neurotransmisor de la vía que inerva los músculos penean erección. Actualmente se han propuesto numerosas funciones, incluyendo procesos de apren sintetiza a partir de la arginina mediante la enzima óxido nítrico sintetasa (ONS).
Monóxido de carbono (CO)	Al igual que el ON, puede difundir libremente entre las células y posee una vida media extrema

Casi todas las drogas que actúan en el cerebro alterando el humor o el comportamiento, lo hacen intensificando o inhibiendo la actividad de los sistemas neurotransmisores. La cafeína, la nicotina y las anfetaminas, estimulan la actividad cerebral en forma análoga a los neurotransmisores excitatorios en las sinapsis. La cloropromazina y los tranquilizantes relacionados bloquean los receptores de dopamina en muchos sitios, mientras que el ácido lisérgico -LSD- (un alucinógeno) inhibe la acción de la serotonina cerebral.

Debe mencionarse que muchos neuropéptidos, junto con otras sustancias neuroactivas, pueden desempeñar otro papel en la transmisión sináptica; no generar la señal transmisora sino regularla. Estas moléculas, que pueden ser

liberadas de las mismas terminales axónicas que los neurotransmisores principales o de otras células, se conocen como neuromoduladores.

Aunque éstos pueden moverse directamente a través de la hendidura sináptica, también pueden difundir a una distancia mayor, afectando a numerosas células dentro de una región local del sistema nervioso central. Al igual que los neurotransmisores, se unen a receptores específicos de membrana y alteran los canales iónicos o ponen en movimiento segundos mensajeros; sus efectos frecuentemente consisten en modular la respuesta de la célula a un neurotransmisor principal. Se han identificado hasta el momento más de 200 sustancias diferentes que funcionan como neuromoduladores. Estas incluyen las endorfinas, los interferones y las interleucinas, las hormonas liberadoras hipotalámicas, las hormonas hipofisarias, las hormonas de páncreas como la insulina, y hasta las hormonas digestivas gastrina y colecistocinina.

Las dendritas y el cuerpo celular de una sola neurona pueden recibir señales -en forma de moléculas de neurotransmisor o neuromodulador- enviadas por centenares o hasta por miles de sinapsis. La unión de cada molécula a su receptor tiene cierto efecto en el grado de polarización de la célula postsináptica. Si el efecto es que el interior de la célula se vuelve menos negativo (despolarización) se dice que es excitatorio. Por el contrario, si el efecto es que se mantiene al potencial de membrana en valores cercanos al potencial de reposo, o aun, el interior se hace más negativo (hiperpolarización), se dice que es inhibitorio.

Los cambios en la polaridad inducidos por los neurotransmisores y los neuromoduladores se extienden desde las sinapsis a través de la célula postsináptica al cono axónico, que es la región del axón en la cual puede originarse un impulso nervios. Si el efecto colectivo es una despolarización suficiente como para permitir un flujo de iones Na+ tal que constituya el inicio de un potencial de acción, entonces comienza un impulso nervioso en el axón de la célula postsináptica y un nuevo mensaje es enviado velozmente a una multitud de otras neuronas con las cuales hace sinapsis el axón.

El procesamiento de la información que ocurre dentro del cuerpo celular de cada neurona individual desempeña un papel central en la integración y en el control ejercidos de manera conjunta por los sistemas nervioso y endocrino. Es afectado no sólo por los neurotransmisores y neuromoduladores específícos recibidos por la célula, sino también por su cantidad, el tiempo preciso de su llegada y las localizaciones en la neurona de las varias sinapsis y receptores.



Capítulo 48. Integración y control III: Percepción sensorial y respuesta motora

El sistema sensorial de un animal es el medio del que se vale para conocer el

mundo que lo rodea. Por medio de la percepción sensorial los animales, entre los cuales nos incluimos, se enteran de la presencia de predadores y presas , de amigos y enemigos, de si algo es bueno para comer o no, y de los cambios en el clima y en las estaciones. Además, a través de los sentidos, los organismos pueden comunicarse; la transmisión de información entre miembros de la misma o de distinta especie resulta fundamental para una enorme variedad de actividades.

El sistema nervioso puede ser estudiado como una caja negra con "entradas" y "salidas". En este caso, la capacidad de un animal para actuar sobre la base de la información que le provee su equipo sensorial depende de las "salidas" provistas por sus músculos esqueléticos, por el sistema nervioso autónomo y por las respuestas endocrinas.

Los receptores sensoriales transducen los estímulos del ambiente en potenciales de acción. Así, la información puede ser transmitida y manejada por el sistema nervioso. Los receptores pueden clasificarse, de acuerdo con el tipo de estímulo al cual responden, en mecanorreceptores, quimiorreceptores, fotorreceptores, receptores de temperatura y receptores de dolor. También pueden ser clasificados funcionalmente como interorreceptores, propiorreceptores y exterorreceptores.

Las fibras musculares esqueléticas se contraen en respuesta a la estimulación por una neurona motora. Las terminales axónicas de las neuronas motoras liberan acetilcolina , lo que causa la despolarización del sarcolema . El potencial de acción resultante viaja a lo largo de la fibra muscular por medio de la membrana de los túbulos transversales de las células musculares y provoca la contracción de los sarcómeros .

Estimulación sensorial e impulsos nerviosos

La información sensorial es, en general, recibida por el sistema nervioso periférico y procesada por neuronas y sinapsis sensoriales del cerebro y de la médula espinal. Es importante realizar la distinción entre los procesos de sensación, es decir, la respuesta de los receptores sensoriales frente a los estímulos específicos, de los de percepción, mediante los cuales centros nerviosos superiores integran las sensaciones en un todo explicable y consciente. Ambos procesos son estrictamente subjetivos y se inician con la descarga de los impulsos nerviosos en una neurona sensorial.

El proceso se inicia con la transducción de un estímulo en un potencial de acción. Los estímulos se producen en una gran variedad de formas: presión, calor o frío, sustancias químicas, vibraciones y luz. Diferentes tipos de receptores sensoriales están especializados en responder a diferentes tipos de estímulos. Sin embargo, en todos los casos, cuando un receptor sensorial ha sido estimulado suficientemente, la respuesta es que se altera la permeabilidad de su membrana o la de la neurona sensorial vecina y se inician los potenciales de acción que envían la información a otros centros del sistema nervioso. Cuanto más intenso es el estímulo, mayor es la frecuencia de los potenciales de acción.

Las diferencias entre los sentidos no radica en la forma en que las señales son codificadas y transmitidas -es decir, en el potencial de acción- sino más bien en la frecuencia de transmisión y en su recepción e interpretación en zonas especiales del sistema nervioso central.

Receptores sensoriales

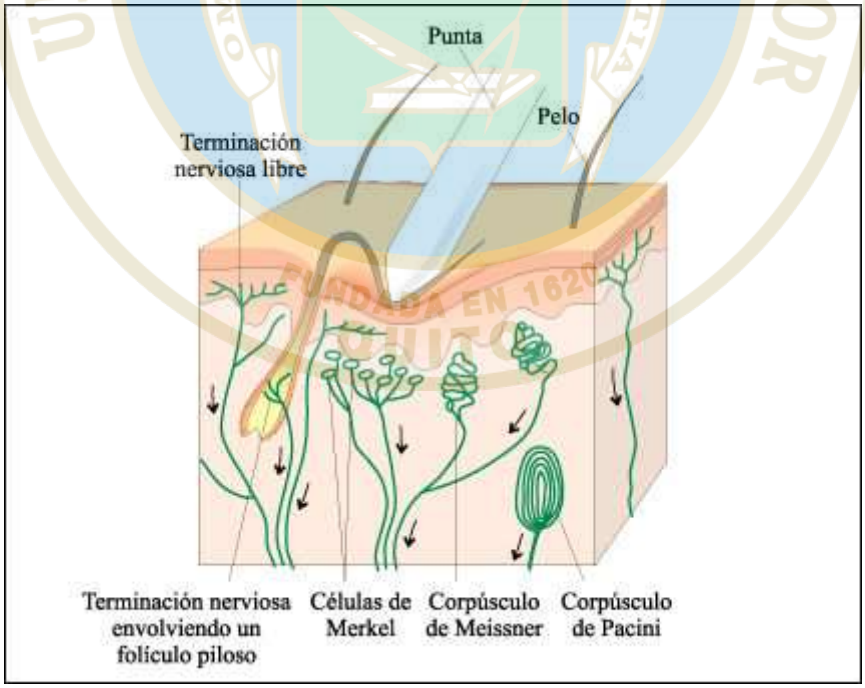
Los receptores sensoriales son muchos y diversos. La mayoría de los animales, incluido el ser humano, tiene mecanorreceptores (que responden altacto, posición del cuerpo y audición), quimiorreceptores (que responden al sabor y al olor), fotorreceptores (que responden a la luz), receptores de temperatura y receptores de la sensación reconocida como dolor. Algunos animales, aunque aparentemente no Homo sapiens, tienen también electrorreceptores y magnetorreceptores.

Desde el punto de vista funcional, los receptores sensoriales pueden ser clasificados en interorreceptores, propiorreceptores y exterorreceptores. Los interorreceptores incluyen a los mecanorreceptores sensibles a la presión sanguínea, los quimiorreceptores sensibles a las concentraciones de O2, CO2 y H+ y los sensores de temperatura del hipotálamo son también interorreceptores. Habitualmente, no somos conscientes de las señales de estos receptores. Sin embargo, en algunas ocasiones, las señales resultan en percepciones como dolor, hambre, sed, náuseas, o la sensación, producida por receptores de tensión, de tener la vejiga o el intestino llenos.

Los propiorreceptores informan acerca de la orientación del cuerpo en el espacio y de la posición de los miembros. Los canales semicirculares del oído son los órganos propioceptores más importantes en muchos vertebrados y desempeñan una función semejante a la de los estatocistos de la medusa.

Los receptores sensoriales más familiares son los exterorreceptores, que proveen información acerca del ambiente externo.

Los receptores más simples son terminales nerviosas libres, como los receptores de dolor y temperatura. Algo más complejas son las combinaciones de terminales nerviosas libres con un pelo y su folículo. Cada uno de estos pequeños órganos es un mecanorreceptor exquisitamente sensible.



Algunos receptores sensoriales presentes en la piel humana.

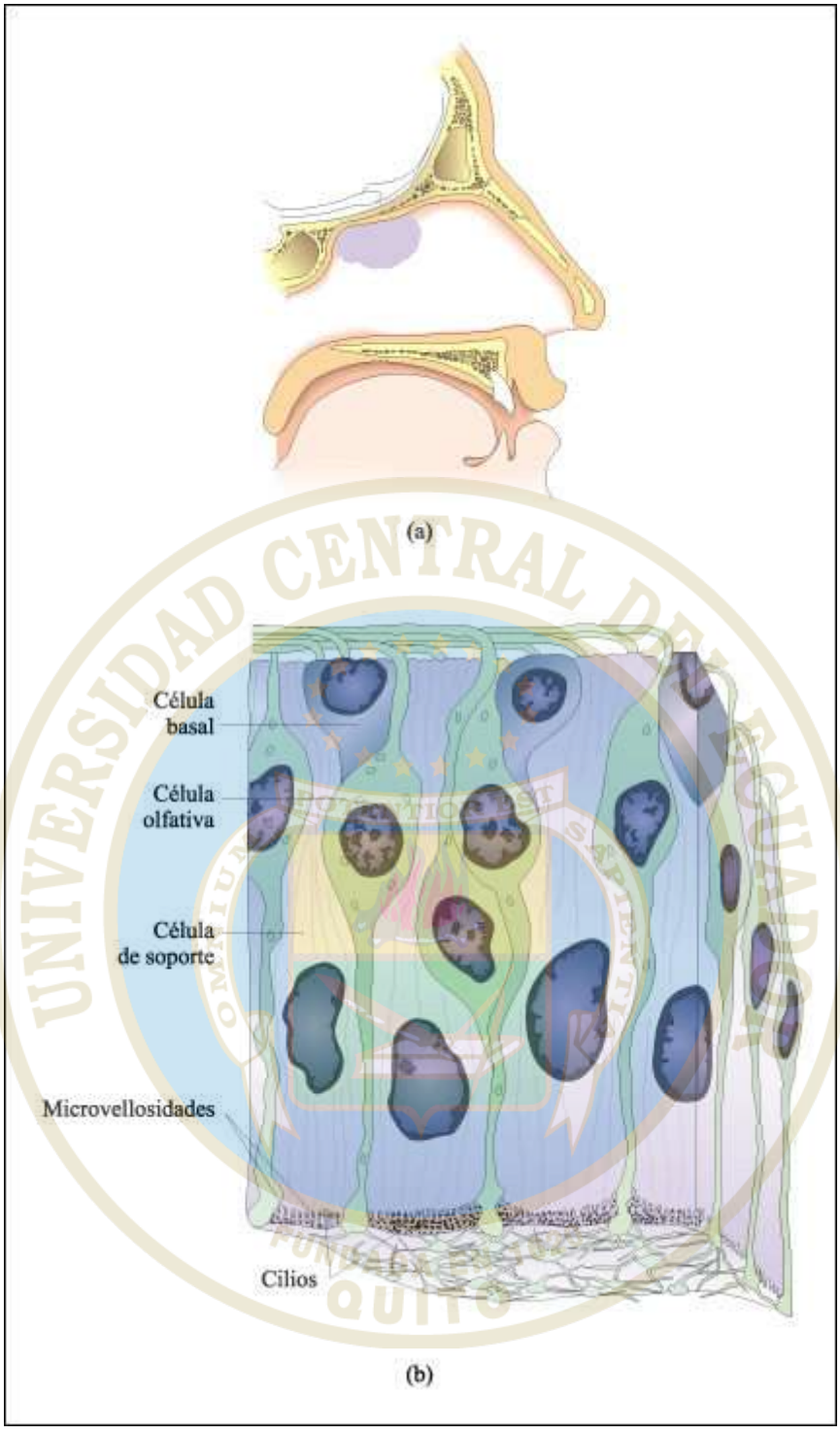
Las terminales nerviosas libres son fundamentalmente receptores de dolor y de temperatura. Los receptores cutáneos mejor conocidos son los corpúsculos de

Pacini. La terminal nerviosa especializada de una sola fibra mielínica está encapsulada por el corpúsculo, que se compone de muchas capas concéntricas de tejido conectivo. La presión sobre estas capas externas estimula la descarga de un potencial de acción en su terminal nerviosa. Las células de Merkel y los corpúsculos de Meissner también responden al tacto, como lo hacen las terminales nerviosas que rodean a los folículos del pelo.

Entre los quimiorreceptores de los vertebrados terrestres, las células gustativas están localizadas dentro de la boca. Los receptores gustativos y las células de soporte que los rodean constituyen las papilas gustativas que permiten distinguir cuatro sabores primarios: dulce, ácido, salado y amargo.

En los animales terrestres, el olor puede ser definido como la quimiorrecepción de sustancias transportadas por el aire. Sin embargo, para ser detectadas, estas sustancias deben primero estar disueltas en una capa acuosa de moco que recubre a un tejido especializado, el epitelio olfativo. En los seres humanos, este tejido está localizado en el fondo de las fosas nasales.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO



El epitelio olfativo.

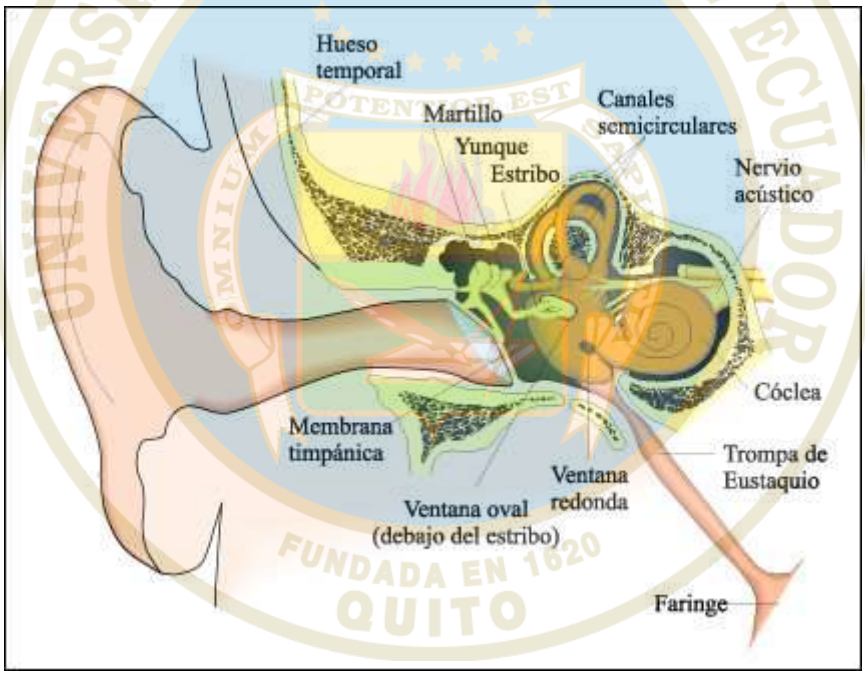
a) El epitelio olfativo es responsable de nuestro sentido del olfato y mucho de lo que paladeamos en la comida es el resultado de sustancias volátiles que llegan a este tejido. b) El epitelio olfativo está compuesto por células de soporte, células basales y células olfativas, que son los receptores sensoriales.

Las membranas de estas células contienen receptores específicos de moléculas de olor. La unión de una molécula de olor a su receptor inicia una serie de fenómenos que involucran al AMP cíclico. La integración de numerosas señales modifica el potencial de membrana y de acuerdo a esa modificación, finalmente la célula

olfativa da inicio o no a los potenciales de acción y también determina la frecuencia con que ellos ocurren.

Los seres humanos somos capaces de discriminar aproximadamente diez mil olores diferentes. Las neuronas sensoriales olfativas llevan información a través de una vía multisináptica a zonas específicas de la corteza cerebral. A partir de las señales recibidas de los varios tipos celulares diferentes, el cerebro construye un "cuadro" de un olor.

Los sentidos del equilibrio y la audición resultan de la mecanorrecepción que se relaciona con tres estructuras diferentes del oído. En los seres humanos, el oído externo funciona como un embudo que capta y encauza las ondas sonoras hacia la membrana timpánica. Las vibraciones de la membrana timpánica se transmiten por medio de los huesos del oído medio: el martillo, el yunque y el estribo. El movimiento del estribo contra la membrana de la ventana oval provoca movimientos en el fluido de la cóclea, en el oído interno. Los movimientos resultantes de la membrana basilar estimulan a las células ciliadas del órgano de Corti, que liberan neurotransmisores en las sinapsis con neuronas sensoriales que llevan la información al cerebro. La posición de la cabeza en el espacio es controlada de modo semejante por células ciliadas de los canales semicirculares llenos de fluido del oído interno.



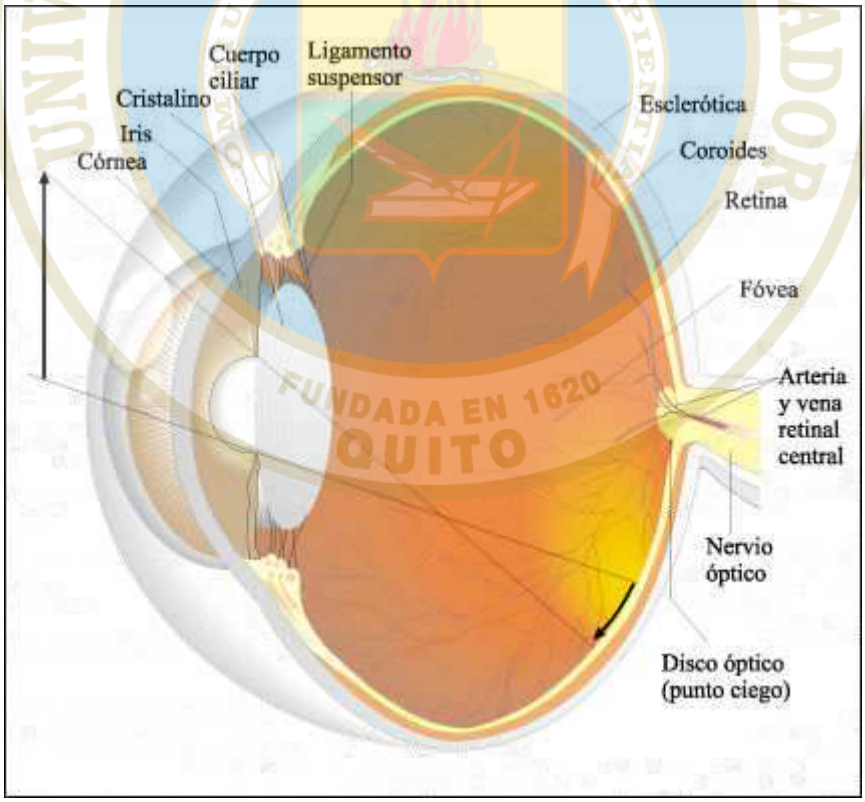
El oído.

Las ondas sonoras que entran al oído externo humano hacen vibrar la membrana timpánica. Estas vibraciones son transmitidas a través del martillo, el yunque y el estribo a la membrana de la ventana oval. A su vez, las vibraciones de esta membrana generan vibraciones en los líquidos de la cóclea, la estructura del oído interno que está vinculada con la audición. Los tres canales semicirculares son cámaras adicionales llenas de fluido, dentro del laberinto óseo del oído interno. Cada una está en un plano perpendicular a los otros dos. Su función es controlar la posición de la cabeza en el espacio y mantener el equilibrio. Los movimientos de la cabeza hacen que el fluido de estos canales se mueva, activando células ciliadas sensibles y desencadenando potenciales de acción en neuronas sensoriales con las cuales hacen sinapsis.

Los ojos han aparecido independientemente varias veces en el curso de la historia evolutiva. Entre los sistemas de fotorreceptores modernos más desarrollados se encuentra el ojo compuesto de los artrópodos, el ojo del pulpo y el ojo de los vertebrados.

Tanto para las aves como para los mamíferos primates, el ojo aporta la mayor parte de la información necesaria sobre el ambiente. La capa externa transparente del ojo es la córnea, detrás de la cual se encuentra el cristalino. La imagen es enfocada sobre la retina sensible a la luz por la córnea y por cambios de conformación del cristalino producidos por los músculos ciliares. La luz pasa a través del globo ocular a la retina, que contiene células fotorreceptoras densamente compactadas: los bastones y los conos. Los bastones, que son más sensibles a la luz que los conos, son responsables de la visión nocturna; los conos proveen mayor resolución que los bastones y son responsables de la visión en color. Las aves y los primates tienen áreas de la retina especializadas en la visión aguda conocida como fóvea.

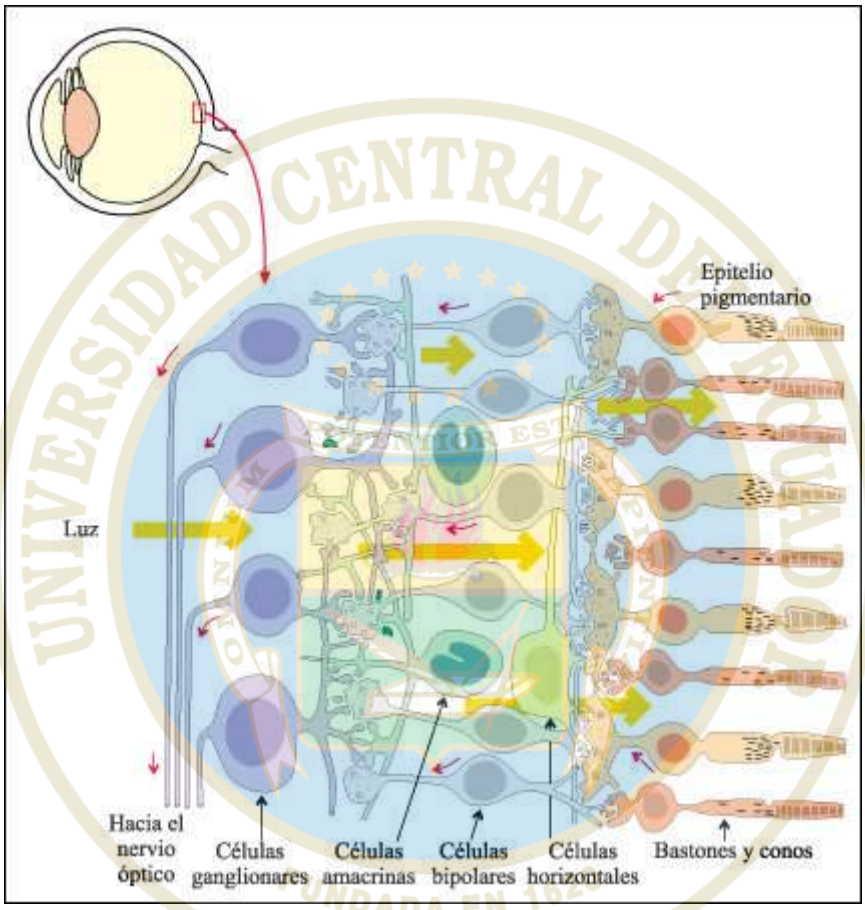
La fotorrecepción depende de la estimulación de pigmentos § sensibles a la luz en los fotorreceptores; estos pigmentos están formados por moléculas resultantes de la unión entre el retinal y la proteína opsina. La estimulación provoca cambios en la permeabilidad de la membrana de los fotorreceptores, alterando su liberación de neurotransmisores a las células bipolares con las que hacen sinapsis y, por lo tanto, alterando la liberación de neurotransmisores de las células bipolares a las células ganglionares. Los cambios en el patrón de descarga de los potenciales de acción por las células ganglionares, cuyos axones forman el nervio óptico, llevan la información al cerebro.



El ojo humano.

El ojo humano está compuesto de tres capas de tejido que forman una esfera llena de fluido. La capa externa, la esclerótica cumple una función protector. aLa porción

anterior, la córnea, es transparente. La capa media, la coroides, contiene vasos sanguíneos. Su porción anterior se modifica y forma el cuerpo ciliar, el ligamento suspensor y el iris. El cuerpo ciliar es un círculo de músculo liso desde el cual se extienden los ligamentos suspensores que mantienen al cristalino en posición. La parte coloreada del ojo, el iris, es una estructura circular unida al cuerpo ciliar. La pupila es un orificio en el centro del iris, cuyo tamaño es regulado por el control de los músculos circulares. La capa más interna del ojo, la retina, contiene las células fotorreceptoras: los bastones y los conos. La fóvea, cerca del centro de la retina, es la zona de mayor agudeza visual. Sólo la parte frontal del ojo está expuesta; el resto del globo ocular se encuentra inserto y protegido por la cuenca ósea del cráneo.



La retina del ojo de los vertebrados.

La luz debe atravesar varias capas de células para alcanzar a los fotorreceptores (los bastones y los conos) que tapizan el interior del ojo. Las señales que envían las células fotorreceptoras estimuladas por la luz son transmitidas luego, a través de las células bipolares, a las células ganglionares, cuyos axones convergen y se transforman en el nervio óptico. Otras neuronas de la retina, participan también en las complicadas vías de transmisión.

En la retina ocurre un considerable procesamiento de la información antes de ser transmitida al cerebro. Muchos bastones convergen hacia una célula bipolar y, a su vez, varias células bipolares alimentan a cada célula ganglionar. Por lo tanto, desde los bastones no se transmite una representación punto a punto, como ocurre con una cámara de televisión, sino que en la retina misma ya hay un procesamiento de la información.

La respuesta a la estimulación sensorial: la contracción muscular

Los músculos esqueléticos son los efectores del sistema nervioso somático. Cada músculo está constituido por fibras musculares -células largas, multinucleadas- unidas por tejido conectivo. Cada fibra está rodeada por una membrana celular externa, el sarcolema. Cada célula muscular contiene entre 1.000 y 2.000 filamentos pequeños, las miofibrillas, que corren paralelas a la longitud de la célula. Cada miofibrilla está rodeada por retículo endoplasmático especializado, el retículo sarcoplasmático, y es atravesado por túbulos transversales -el sistema T- que están formados por una invaginación del sarcolema.

Las miofibrillas están constituidas por unidades llamadas sarcómeros, que consisten en filamentos delgados y gruesos alternados. La contracción ocurre cuando los filamentos se deslizan unos sobre otros. Los filamentos delgados están compuestos por actina, troponina y tropomiosina, y los filamentos gruesos, por miosina. Las cabezas globulares de las moléculas de miosina actúan como sitios de unión que enlazan a los filamentos gruesos y delgados durante la contracción y como enzimas para la escisión del ATP, que provee energía para la contracción muscular.

El músculo esquelético se compone de células cilíndricas -las fibras musculares-con varios núcleos. Cada fibra está formada por muchas miofibrillas, que contienen proteínas contráctiles. Cada miofibrilla está dividida en segmentos, los sarcómeros. Cuando se produce la contracción, los sarcómeros se contraen y acortan. Cada sarcómero está constituido por filamentos gruesos y delgados. Cuando son estimulados, los filamentos gruesos y finos se deslizan uno sobre el otro y el sarcómero se acorta.Cada filamento delgado consiste en dos filamentos de actina enrollados entre sí en una cadena helicoidal. Cada cadena está compuesta por moléculas globulares de actina. Los filamentos gruesos son haces de miosina. Cada molécula de miosina está compuesta por dos cadenas proteicas enrolladas en una hélice; el extremo de cada cadena se encuentra plegado en una estructura globular, la "cabeza". Mecanismo molecular de la contracción muscular. Las cabezas globulares de miosina "cargadas" con ATP que sobresalen de los filamentos gruesos hacen de ganchos uniendo las moléculas de actina de los filamentos delgados y las arrastran hacia el centro de la zona H, acortando el sarcómero y contrayendo la miofibrilla. La energía para este proceso proviene de la hidrólisis de ATP. Cuando la molécula de ATP se "consume" la adición de nuevo ATP permite que la cabeza de miosina "deshaga" el puente de unión con la molécula de actina. Una vez "recargada" la molécula de miosina, puede unirse a otra molécula de actina

Las fibras musculares esqueléticas se contraen en respuesta a la estimulación por una neurona motora, cuyas terminales axónicas liberan acetilcolina, causando la despolarización del sarcolema. El potencial de acción resultante viaja a lo largo de la fibra muscular por medio de la membrana de los túbulos transversales. Esto hace que el retículo sarcoplásmico libere iones Ca2+ almacenados en el citoplasma de la fibra. El incremento repentino de la concentración de Ca2+ intracelular permite la interacción entre la actina y la miosina que origina la contracción de los sarcómeros.

La regulación de la contracción en el músculo esquelético depende de otros dos grupos de moléculas orgánicas, la troponina y la tropomiosina, así como de iones calcio (Ca2+).

Cuando no hay iones Ca2+ presentes, las moléculas de tropomiosina bloquean los sitios de unión para la formación de puentes de enlace de las moléculas de actina con las cabezas de miosina. Las moléculas de troponina, que son proteínas

globulares, están situadas a intervalos regulares sobre la larga cadena de tropomiosina. Cuando el ion Ca2+ se une a la troponina, la molécula de tropomiosina cambia de posición, exponiendo los sitios de unión y permitiendo que se formen los puentes de unión con las cabezas de miosina.
Una neurona motora típicamente tiene un sólo axón largo que se ramifica al llegar al músculo. Al final de cada rama, el axón emerge de la vaina de mielina y se inserta en un surco en la superficie de una fibra muscular, formando la placa o unión neuromuscular. Como ocurre con la mayoría de las sinapsis entre las neuronas, la señal pasa a través de la placa neuromuscular por medio de un neurotransmisor -en este caso la acetilcolina-. Sin embargo, a diferencia de la transmisión sináptica entre las neuronas, ésta es una relación directa y exacta que implica solamente excitación. La acetilcolina se combina con receptores del sarcolema, despolariza la membrana de la célula muscular e inicia un potencial de acción que corre a lo largo del sarcolema, incluyendo a las invaginaciones que forman el sistema T. Cuando el impulso electroquímico se mueve a través del sistema T, altera las propiedades de membrana del retículo sarcoplásmico, que entonces libera iones Ca2+. Estos iones continúan liberándose sólo mientras la fibra es estimulada; una vez que se detiene la estimulación, los iones son bombeados hacia los sacos del retículo sarcoplásmico por transporte activo. Así, son los iones Ca2+ los que activan e inactivan la maquinaria contráctil.



Capítulo 49. Integración y control IV: el cerebro de los vertebrados

Una de las principales tendencias evolutivas que se observa en la organización del sistema nervioso de los vertebrados es la creciente centralización del control en un centro de procesamiento dominante, el cerebro, que alcanza su mayor complejidad en Homo sapiens. El cerebro de los vertebrados se desarrolla a partir de tres protuberancias del extremo anterior del tubo neural dorsal hueco. Éstas dan lugar al prosencéfalo, el mesencéfalo y el romboencéfalo. El primero incluye al bulbo raquídeo , la protuberancia, y el cerebelo, asociado con la coordinación de los movimientos de ajuste fino.El bulbo, la protuberancia y el mesencéfalo constituyen el tallo cerebral , que controla funciones vitales y sirve como estación de relevo entre la médula espinal y el resto del cerebro.

La parte posterior del prosencéfalo, el diencéfalo , comprende el tálamo -principal centro de comunicación entre el tallo cerebral y los centros cerebrales superiores- y el hipotálamo , que contiene núcleos asociados con los impulsos y emociones básicas, y es el centro de la integración de los sistemas nervioso y endocrino. La parte anterior del prosencéfalo, el telencéfalo, está formado en los seres humanos por los dos hemisferios cerebrales, conectados por el cuerpo calloso y cubiertos por la corteza cerebral , que posee muchas circunvoluciones.

La coordinación de las actividades que ocurren en diferentes partes del cerebro depende del intercambio de información entre redes locales de neuronas. Dos circuitos cerebrales importantes relacionados con estos intercambios son el sistema activador reticular y el sistema límbico.

La corteza cerebral es una capa delgada de materia gris que cubre la superficie de los hemisferios cerebrales. La corteza cerebral incluye la corteza motora, la corteza sensorial y partes de la corteza vinculadas con la visión, la audición y el habla.

La memoria y el aprendizaje implican el procesamiento de información a través de circuitos anatómicos específicos así como modificaciones de la actividad sináptica. Uno de los tipos básicos de aprendizaje es el condicionamiento clásico o pavloviano, en el que se asocian dos estímulos para producir una respuesta condicionada.

La memoria se puede clasificar por su duración (corto o largo plazo), por su dirección temporal (retrógrada o anterógrada) y por su contenido (declarativa o de procedimiento).

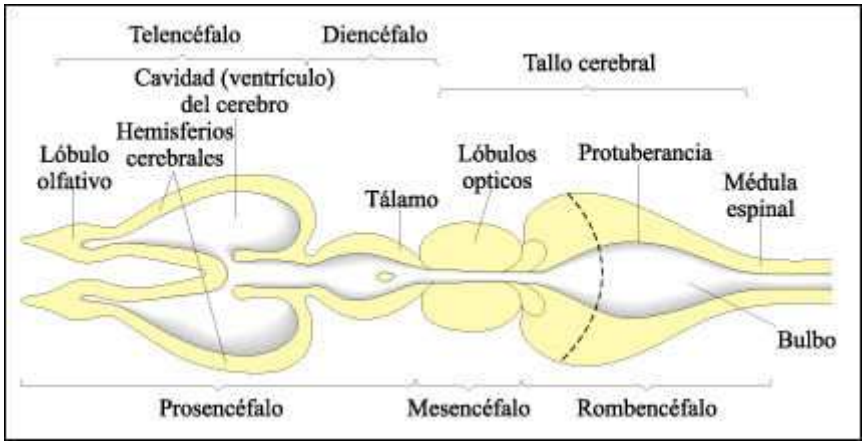
Estudios con sistemas modelos de invertebrados y vertebrados indican que, a nivel celular, la memoria y el aprendizaje implican cambios de las sinapsis, incluyendo alteraciones en la liberación de neurotransmisores por las células presinápticas y la respuesta subsiguiente por las células postsinápticas.

La organización estructural del cerebro: una perspectiva evolutiva

El cerebro de los vertebrados tuvo su comienzo evolutivo como una serie de tres protuberancias en el extremo anterior del tubo neural dorsal hueco. Esta historia se repite en el desarrollo embrionario humano cuando, en la superficie dorsal del embrión joven, se cierra un surco que origina una estructura tubular. A partir de esa estructura se desarrolla el sistema nervioso central: el cerebro y la médula espinal. Las cavidades, conocidas como ventrículos, persisten en el cerebro maduro y están llenas con el mismo fluido cerebroespinal que se encuentra dentro de la médula espinal.

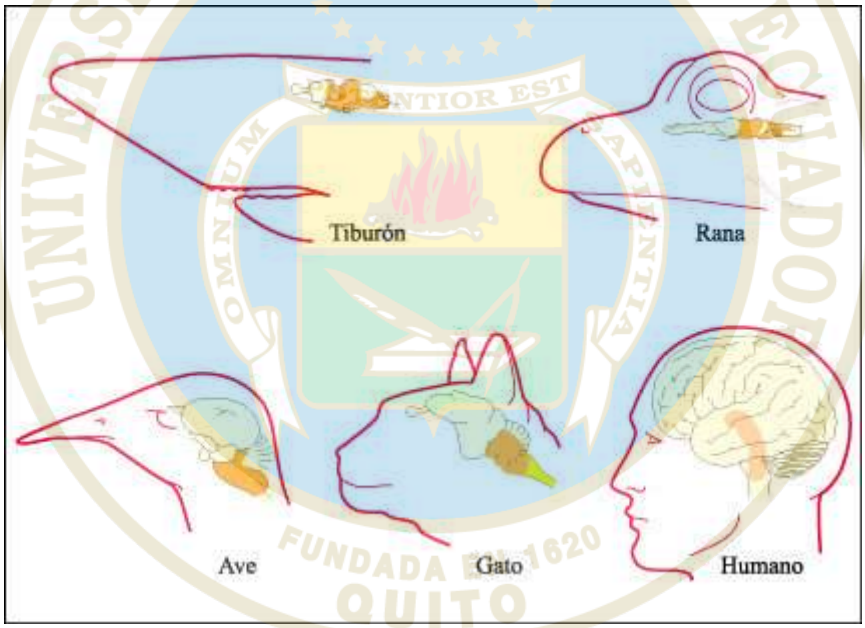
En los vertebrados inferiores, las tres protuberancias anteriores conservan su disposición lineal, formando el rombencéfalo, el mesencéfalo y el prosencéfalo, o bien, cerebro posterior, medio y anterior, respectivamente.

El cerebro de la figura siguiente se ha cortado horizontalmente para mostrar los ventrículos (cavidades cerebrales) que se continúan con el interior de la médula espinal. Al igual que el canal central de la médula espinal, los ventrículos están llenos de fluido. La localización del cerebelo, una proyección dorsal del prosencéfalo, se indica con línea punteada. El bulbo otra estructura principal del prosencéfalo, se localiza ventralmente y no es visible desde esta perspectiva.



Diseño general del cerebro de los vertebrados, con su organización primariamente lineal.

En aves y mamíferos, estos "cerebros" se pliegan uno sobre otro en el curso del desarrollo, pero pueden aún ser identificados como regiones distintas. Así, los términos rombencéfalo, mesencéfalo y prosencéfalo se utilizan para describir las principales regiones del cerebro de todos los vertebrados, incluyendo el del ser humano.



Los cerebros de cinco grupos de vertebrados.

Los tallos cerebrales (en anaranjado) incluyen a la protuberancia, al bulbo y al mesencéfalo, que son similares en los diferentes grupos. Sin embargo, el cerebro se ha vuelto más grande en el curso de la evolución, y sus dos segmentos se han plegado hacia arriba, formando los dos hemisferios cerebrales. La corteza cerebral, la superficie externa de los hemisferios, alcanza su mayor desarrollo en los primates, particularmente en Homo sapiens. El lóbulo olafatorio se encuentra oculto en el cerebro humano por los hemisferios cerebrales, que están mucho más desarrollados.

El rombencéfalo y el mesencéfalo, en aves y mamíferos forman el tallo cerebral y el cerebelo. El tallo cerebral es el "cerebro viejo". Al igual que la médula espinal, contiene núcleos involucrados en los reflejos. Los centros de la protuberancia y el

bulbo -porciones del tallo cerebral- controlan el latido cardíaco y la respiración, entre otras funciones. El tallo cerebral contiene también neuronas sensoriales y motoras que inervan a la piel, los músculos y otras estructuras de la cabeza, así como contiene todas las fibras nerviosas que pasan entre la médula espinal y los centros superiores del cerebro. Muchos de estos tractos de fibras se cruzan en el tallo cerebral.

El cerebelo está relacionado con la ejecución y el ajuste fino de patrones complejos del movimiento muscular. Un agrandamiento ventral del rombencéfalo, el pons ("puente"), contiene fibras que permiten una comunicación entre las porciones izquierda y derecha del cerebelo, así como tractos fibrosos ascendentes y descendentes. La información auditiva también pasa a través del puente.

En los vertebrados inferiores, una parte central del mesencéfalo está constituida por los lóbulos ópticos, que reciben fibras de los nervios ópticos.En los mamíferos, el análisis de la información visual es una función del prosencéfalo, y el mesencéfalo actúa principalmente como un centro de relevo y de reflejos.

El prosencéfalo primitivo se divide en dos partes principales: el diencéfalo y telencéfalo. El diencéfalo, que contiene el tálamo y el hipotálamo, es un centro coordinador principal del cerebro.

El tálamo constituye el principal centro de comunicación entre el tallo cerebral y los centros superiores del cerebro. Sus núcleos procesan y clasifican la información sensorial. El hipotálamo, que se encuentra exactamente debajo del tálamo, coordina las actividades asociadas con el sexo, el hambre, la sed, el placer, el dolor y la ira, entre otras. Contiene el termostato de los mamíferos y es la fuente de las hormonas ADH y oxitocina, que se almacenan en las hipófisis y se liberan desde su lóbulo posterior. El hipotálamo es también el centro principal para la integración de los sistemas nervioso y endocrino, y actúa mediante la liberación de hormonas peptídicas que regulan la secreción de hormonas tróficas por la hipófisis anterior.

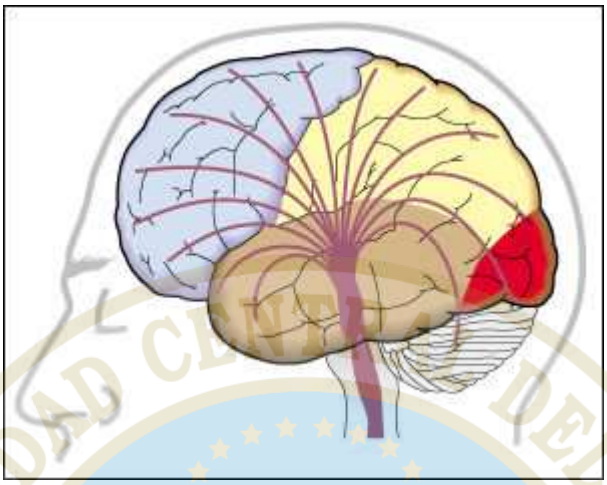
El telencéfalo ha experimentado más cambios en el curso de la evolución de los vertebrados. En los vertebrados más primitivos, los peces, está relacionado casi exclusivamente con la información olfatoria y se lo llama rinencéfalo. En los reptiles y, especialmente en las aves, la estructura más prominente del telencéfalo es el cuerpo estriado, que está relacionado con el control de comportamientos estereotipados complejos. En los mamíferos, el cerebro, la porción central del telencéfalo, está desdoblado en los dos hemisferios cerebrales y su tamaño es muy grande con respecto a otras partes del encéfalo. Este incremento alcanza su máxima extensión (hasta el momento) en el cerebro humano, en el cual los muchos pliegues y circunvoluciones de su superficie, la corteza cerebral, aumentan notablemente su área superficial. Los hemisferios cerebrales se conectan entre sí por una masa de fibras muy compacta y relativamente grande, llamada cuerpo calloso.

Circuitos cerebrales

La integración y el control de la multitud de procesos que ocurren en el cuerpo de un animal dependen de la coordinación de todas las actividades que ocurren en las diferentes partes del cerebro. La información se intercambia entre diferentes regiones del cerebro por medio de tractos difusos de fascículos de axones. De este modo, la actividad de una red local de neuronas en una región del cerebro puede ser modificada por redes de neuronas localizadas en otra zona del cerebro, las cuales, a su vez, pueden ser modificadas en su actividad por aquella.

Dos ejemplos de este tipo de integración se relacionan con el sistema activador reticular y el sistema límbico.

El sistema activador reticular está constituido por la formación reticular, que corre a través del tallo cerebral y por neuronas del tálamo que funcionan como una extensión de este sistema.



La formación reticular.

La formación reticular, en violeta, es una red difusa de neuronas procedentes del tallo cerebral. En ella, los estímulos sensoriales de todo tipo son registrados y analizados y esto modula la actividad de otras áreas del cerebro. El sistema activador reticular incluye la formación reticular y su extensión talámica. Está vinculado con el estado de alerta general y con la dirección de la atención.

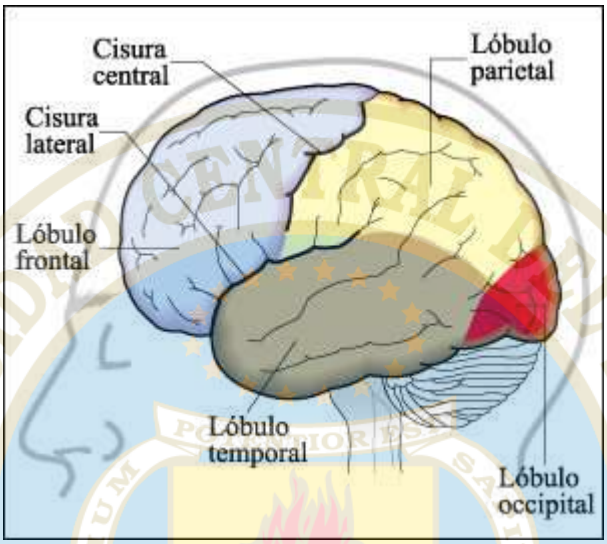
Está relacionado con el despertar y con el estado, tan difícil de definir, que conocemos como conciencia. Todos los sistemas sensoriales tienen fibras que alimentan este sistema, que aparentemente filtra los estímulos entrantes y discrimina lo importante de lo que no lo es. Por otra parte, este sistema actúa como "despertador" del sistema nervioso, manteniendo el estado de vigilia.

El sistema límbico consiste en una red de neuronas que conectan el hipotálamo con la corteza cerebral y también con otras estructuras. Se piensa que el sistema límbico es el circuito por el cual los impulsos y las emociones, como el hambre, la sed y el deseo de placer, se traducen en acciones complejas, como la búsqueda de alimento, el beber agua, o el cortejar a una pareja. Es también un circuito principal en la consolidación de la memoria. Las estructuras del sistema límbico son filogenéticamente primitivas y corresponden al telencéfalo (rinencéfalo) de los reptiles.

La corteza cerebral

La corteza cerebral es una capa delgada de materia gris de que cubre la superficie de los hemisferios cerebrales. Es el desarrollo "más reciente" en la evolución del cerebro de los vertebrados. Los peces y los anfibios no tienen corteza cerebral, y los reptiles y las aves sólo tienen un rudimento. Los mamíferos más primitivos, como las ratas, tienen una corteza relativamente lisa. Sin embargo, entre los primates, la corteza se hace crecientemente compleja. En Homo sapiens y otros primates, cada uno de los hemisferios cerebrales está dividido en lóbulos por dos cisuras o surcos profundos en la superficie.

La corteza cerebral incluye la corteza motora, la corteza sensorial y partes de la corteza vinculadas con la visión, la audición y el habla. En las cortezas motora y sensorial, los dos hemisferios cerebrales son imágenes especulares uno del otro: el hemisferio derecho controla y recibe información del lado izquierdo del cuerpo, y viceversa. Sin embargo, los centros del habla se encuentran sólo en un hemisferio, casi siempre el izquierdo, y otras facultades, tales como la orientación espacial y la capacidad musical, parecen estar asociadas con el hemisferio derecho. Habitualmente, las funciones de los dos hemisferios se integran, pero los estudios de pacientes cuyo cuerpo calloso ha sido seccionado, indican que los dos hemisferios pueden funcionar independientemente y confirman que difieren en sus capacidades.

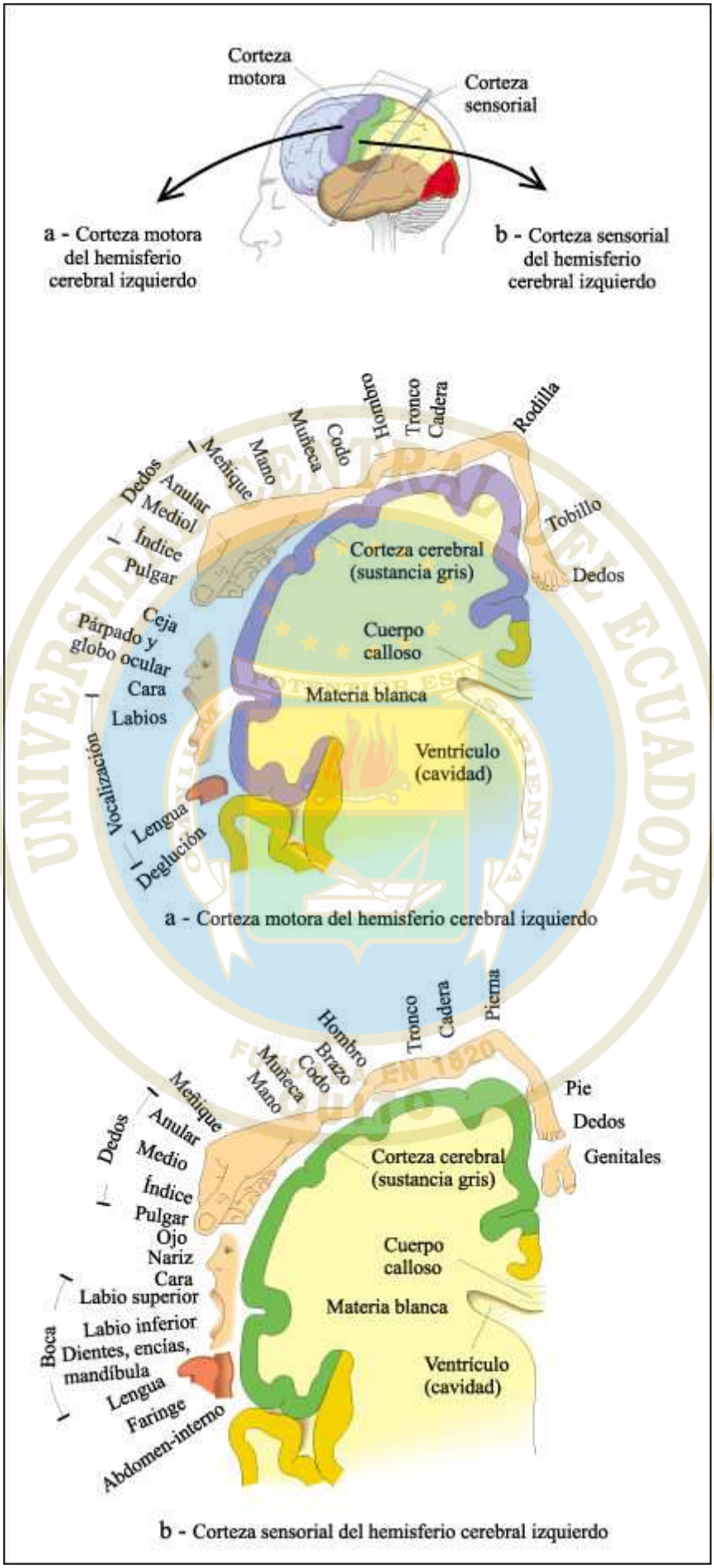


Los surcos principales y los lóbulos de la corteza cerebral humana.

La mayor parte de la corteza humana no tiene una función sensorial o motora directa y consiste en áreas que reciben señales desde -y transmiten señales hacia- las neuronas de otras áreas del cerebro. Parte de estas áreas, llamadas de asociación, participan en el procesamiento ulterior de la información transmitida desde las cortezas visual, auditiva y sensorial primarias.

Se han construido mapas de ciertas áreas de la corteza cerebral en lo que concierne a las funciones que desempeñan. Parte de la información proviene de pacientes en los que áreas particulares fueron destruidas por una enfermedad o un accidente, y parte de ella deriva de procedimientos quirúrgicos llevados a cabo en animales de experimentación. Otros estudios se relacionan con la estimulación de áreas particulares de la corteza y la observación de lo que ocurre en varias partes del cuerpo, o en la estimulación de varios receptores sensoriales y el registro de descargas eléctricas en ciertas partes de la corteza.

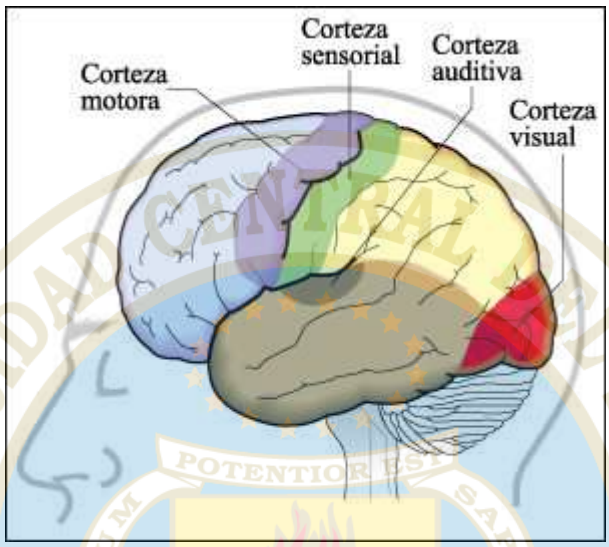
Actualmente, es posible construir mapas de la corteza cerebral basados en metodologías no invasivas. El área del lóbulo frontal inmediatamente anterior al surco central contiene las neuronas relacionadas con la integración de actividades llevadas a cabo por los músculos estriados esqueléticos: la corteza motora.


Corteza motora
Corteza sensorial
a - Corteza motora del hemisferio cerebral izquierdo
b - Corteza sensorial del hemisferio cerebral izquierdo
Hombro
Tronco
Cadera
Rodilla
Muñeca
Codo
Mano
Dedos
Meñique
Anular
Mediol
Índice
Pulgar
Tobillo
Dedos
Corteza cerebral (sustancia gris)
Cuerpo calloso
Materia blanca
Ventrículo (cavidad)
Ceja
Párpado y globo ocular
Cara
Labios
Vocalización
Lengua
Deglución
a - Corteza motora del hemisferio cerebral izquierdo
Hombro
Brazo
Codo
Muñeca
Mano
Tronco
Cadera
Pierna
Pie
Dedos
Genitales
Meñique
Anular
Medio
Índice
Pulgar
Corteza cerebral (sustancia gris)
Cuerpo calloso
Materia blanca
Ventrículo (cavidad)
Ojo
Nariz
Cara
Labio superior
Labio inferior
Dientes, encías, mandíbula
Lengua
Faringe
Boca
Abdomen-interno
b - Corteza sensorial del hemisferio cerebral izquierdo

Representación funcional de la corteza motora (a) y la corteza sensorial (b) de un hemisferio cerebral humano.

Inmediatamente detrás del surco central, en el lóbulo parietal, se encuentra la denominada corteza sensorial. Está relacionada con la recepción de estímulos táctiles (tacto), así como de estímulos vinculados al gusto, la temperatura y el dolor.

En el lóbulo temporal, parcialmente enterrado en el surco lateral, se encuentra la corteza auditiva que constituye el centro de procesamiento de las señales enviadas por las neuronas sensoriales del oído.



La corteza cerebral humana.

En la figura de la corteza cerebral humana, se muestra la localización de las áreas motora y sensorial a ambos lados del surco central, y las zonas auditiva y visual. Las cortezas motora y sensorial rodean al cerebro como auriculares. Funcionalmente, las cortezas izquierda y derecha motora y sensorial son imágenes especulares: la corteza izquierda recibe y envía señales del y al lado derecho del cuerpo, y viceversa.

La corteza visual ocupa el lóbulo occipital. Cada región de la retina está representada por varias regiones correspondientes, pero de mayor tamaño, en la corteza visual. La fóvea, que representa aproximadamente el 1% del área de la retina humana, se proyecta en casi el 50% de la corteza visual. Este enorme exceso de representación, combinado con las porciones muy sustanciales de las cortezas motora y sensorial dedicadas a las manos, suministra una evidencia de la importancia de la coordinación ojo-mano en la evolución de los primates.

Desde hace más de l00 años se sabe que una lesión en la parte izquierda del cerebro suele resultar en una disminución o pérdida del habla (afasia), mientras que una lesión correspondiente en el lado derecho habitualmente no provoca este daño.

Existen dos áreas del hemisferio cerebral izquierdo vinculadas con el habla: el área de Broca y el área de Wernicke.

La lesión del área de Broca, que está localizada justo por delante de la región de la corteza motora que controla los movimientos de los músculos de los labios, la lengua, el maxilar y las cuerdas vocales, da como resultado un habla lenta y

laboriosa -en el caso de que el habla sea posible-, pero no afecta a la comprensión. La lesión del área de Wernicke da como resultado un habla fluida pero frecuentemente carente de sentido, y una disminución de la comprensión de las palabras.

Como mencionamos previamente, los dos hemisferios cerebrales están conectados por el cuerpo calloso. En algunos casos de epilepsia, la sección del cuerpo calloso disminuye la gravedad de los ataques. Esto se debe a que, siendo el cuerpo calloso la única comunicación entre ambos hemisferios cerebrales, su sección impide que se propague el foco epiléptico.

El estudio de la conciencia y sus correlatos cerebrales sólo ha comenzado a ser considerado digno de investigaciones "científicas" en años recientes. Las diferentes escuelas de neurociencias y ciencias cognitivas están tratando de definir un tema de estudio que posee numerosas facetas, no sólo neurológicas sino también psicológicas y filosóficas.

Aprendizaje y memoria

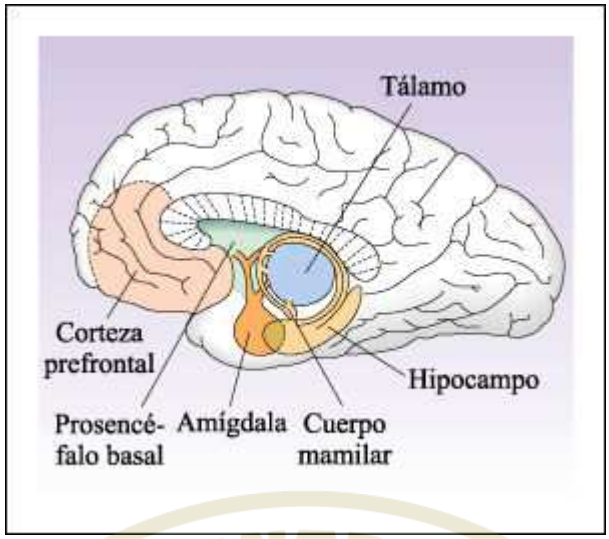
Una de las formas más sencillas de aprendizaje es el llamado "aprendizaje asociativo" o "condicionamiento clásico", estudiado por primera vez por el científico ruso Iván Pavlov a principios de este siglo. En sus estudios, Pavlov observó que un perro, luego de la presentación casi conjunta y repetida diariamente de un sonido de campanas anunciando el trozo de carne para el almuerzo (que produce salivación), podía asociar ambos estímulos y responder, salivando, sólo a la campana, un estímulo que normalmente no produce respuesta por sí solo.

Otro tipo de aprendizaje es el llamado "condicionamiento operante", según el cual se exige al animal que realice alguna acción para establecer el circuito de aprendizaje.

Todos estos aprendizajes traen aparejados el establecimiento de memorias, cuya posible localización ha sido objeto de numerosas investigaciones.

En cuanto a su duración, hay dos tipos diferentes de memoria: la memoria de largo plazo y la memoria de corto plazo.

La memoria también puede ser clasificada de acuerdo a si los recuerdos corresponden a hechos ya ocurridos (memoria retrógrada) o bien a la capacidad de establecer nuevas memorias a partir de un momento dado (memoria anterógrada).



Estructuras del cerebro humano relacionadas con la consolidación y el almacenamiento de la memoria, mostradas en un corte longitudinal.

El daño infligido a cualquiera de las estructuras de la figura da como resultado la pérdida de la memoria, y los detalles varían de acuerdo con la estructura afectada.

Existen varias regiones involucradas en la memoria. Éstas incluyen al hipocampo y a la amígdala, ambos localizados en la superficie interna del lóbulo temporal; al tálamo y otra estructura del diencéfalo -el cuerpo mamilar-; al prosencéfalo basal -una de las partes antiguas del telencéfalo-, y a una porción del lóbulo frontal conocida como corteza prefrontal.

De acuerdo con las hipótesis actuales, la información se transmite a lo largo de vías independientes desde las distintas áreas corticales sensoriales al hipocampo y a la amígdala, y desde aquí, vías independientes llevan la información al tálamo y al cuerpo mamilar. A su vez, las neuronas del tálamo y del cuerpo mamilar conducen la información al prosencéfalo basal y a la corteza prefrontal. Circuitos paralelos transmiten la información procesada en la dirección opuesta, al parecer, en un proceso de retroalimentación positiva.

Existen también estudios que indican algunas de las bases neuroquímicas de la memoria. El prosencéfalo basal es la fuente principal de acetilcolina en el cerebro, un neurotransmisor que es aparentemente vital para los procesos que ocurren en otras partes del circuito, particularmente en la amígdala y el hipocampo.

La evidencia actual indica que, para consolidar la memoria a largo plazo, es necesario atravesar todas estas vías, incluyendo las vías de retroalimentación. Aunque las memorias sensoriales específicas parecen estar almacenadas en las cortezas sensoriales, las memorias más complejas pueden almacenarse en cualquier otro lugar.

Aunque el trabajo con pacientes humanos y animales de experimentación está dilucidando lentamente las vías a través de las cuales viaja la información para establecer la memoria, deja sin respuesta la cuestión acerca de los cambios que se producen a nivel molecular y celular, los cuales constituyen la "sustancia de la memoria".

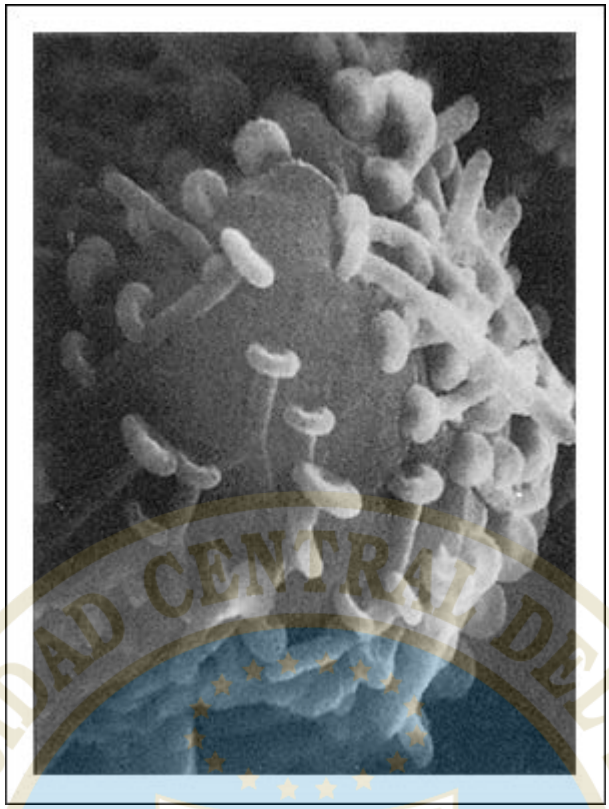
Los indicios existentes proponen que el establecimiento de memorias se debe a cambios en los circuitos sinápticos y en las respuestas de las neuronas a la estimulación.

Numerosos estudios apoyan la hipótesis de que las alteraciones en la transmisión sináptica son críticas en la memoria y en el aprendizaje. Se piensa que estas alteraciones dependen de cambios en las células presinápticas y postsinápticas. Un elemento importante puede ser la apertura o el bloqueo de los canales iónicos que influyen en la liberación del neurotransmisor por la célula presináptica y el grado de despolarización o hiperpolarización de la célula postsináptica en su estado de reposo.



a) La babosa de mar Aplysia.

a) La babosa de mar Aplysia está arrojando nueva luz sobre el proceso de aprendizaje. Las neuronas de Aplysia son muy grandes y sus axones son amielínicos y su cantidad es mucho menor que el sistema nervioso de los vertebrados. Esto hace que puedan identificarse neuronas individuales, trazarse un mapa de su patrón de organización e insertarse en ellas microelectrodos. Así, se puede rastrear los caminos seguidos por los impulsos nerviosos en respuesta a estímulos particulares y registrar las modificaciones en la transmisión asociadas con el aprendizaje.



a) Botones sinápticos de Aplysia.

b) Botones sinápticos de Aplysia. Estos botones, que son terminales axónicas de varias neuronas presinápticas diferentes, convergen sobre el cuerpo celular de una sola neurona postsináptica. La investigación con Aplysia ha demostrado que los cambios en la transmisión sináptica desempeñan un papel central en el aprendizaje

Aunque los problemas de la memoria y del aprendizaje son aún tan intrincados (y fascinantes) como lo eran los de la herencia humana hace 50 años, los neurobiólogos parecen encontrarse en el umbral de nuevos niveles de comprensión. Algunos científicos creen que las respuestas vendrán a través de un modelo simple, el equivalente de la Drosophila o del bacteriófago T4. Otros replican que la enorme complejidad del cerebro de los vertebrados nunca se entenderán en términos de modelos simples como los invertebrados y las células aisladas, sino que los secretos residen en la propia extensa red de comunicaciones. Permanezca atento.

Capítulo 50. La continuidad de la vida I: Reproducción

Existe una enorme diversidad en los patrones de reproducción y de ciclos de vida en el reino animal. La mayoría de los vertebrados -y todos los mamíferos- tienen reproducción sexual -que implica la meiosis y la fecundación -.

En la mayoría de las especies de peces y en los anfibios, y en muchos invertebrados, la fecundación es externa. Entre los organismos que depositan huevos amniotas , la fecundación es interna. La fecundación también es interna entre los mamíferos marsupiales y placentarios, en los cuales el embrión se desarrolla dentro de la madre y es nutrido por ella.

Los vertebrados se caracterizan por tener reproducción sexual e implica a dos progenitores. Los gametos masculinos y femeninos se forman por meiosis en las gónadas .

El sistema reproductor masculino consta de los órganos sexuales primarios y las estructuras sexuales secundarias. Los primeros son los testículos y las segundas incluyen a los conductos genitales y excretores, a las glándulas anexas y al pene.

La producción de espermatozoides y el desarrollo de las características sexuales secundarias masculinas están bajo control de hormonas , incluyendo la hormona liberadora de gonadotrofina, las gonadotrofinas LH y FSH y la testosterona. El sistema reproductor femenino incluye a los ovarios, el útero, la vagina y los genitales externos.

Los ovarios son los órganos productores de gametos femeninos y los ovocitos primarios se desarrollan dentro los folículos.

La producción de ovocitos y la preparación del endometrio para la implantación del embrión son cíclicos. El ciclo reproductor, que se conoce en los seres humanos como ciclo menstrual, es controlado por hormonas que incluyen la hormona liberadora de gonadotrofina (GnRH), las hormonas gonadotróficas FSH y LH y los estrógenos y progesterona (las hormonas sexuales femeninas).

Para que ocurra la fertilización, se debe producir un encuentro entre un ovocito y un espermatozoide capacitado. Para fertilizar un ovocito, los espermatozoides deben sufrir un proceso denominado capacitación, atravesar las células de la granulosa, unirse a la zona pelúcida, penetrar esa zona y fusionarse con la membrana del ovocito. Como consecuencia, el ovocito se activa, se libera el segundo cuerpo polar y se forman los pronúcleos de ambos gametos. Finalmente, se produce una asociación de los cromosomas parentales, proceso denominado singamia .

Se dispone de una variedad de métodos anticonceptivos para las parejas que desean evitar o diferir el embarazo. Entre ellos, se cuentan los llamados métodos de barrera, como el diafragma y el condón. En las décadas de 1960 y 1970, muchas parejas abandonaron los métodos de barrera y se generalizó el uso de la "píldora". Sin embargo, en los últimos años, el diafragma y el condón se han vuelto a utilizar debido a su efectividad en la prevención de enfermedades de transmisión sexual.

En muchas ocasiones, se presentan tanto en el hombre como en la mujer, patologías que dificultan o impiden un embarazo natural. La reproducción asistida abarca un conjunto de procedimientos en los cuales el equipo médico colabora en el encuentro de los gametos femenino y masculino cuando éste no puede producirse naturalmente.

El sistema reproductor masculino

El sistema reproductor masculino consta de los órganos sexuales primarios -los testículos- y las estructuras sexuales secundarias -los conductos genitales y excretores, las glándulas anexas y el pene.

Los espermatozoides son producidos en los túbulos seminíferos de los testículos. Durante la formación del esperma, las espermatogonias se transforman en espermatocitos primarios; luego, después de la primera división meiótica, en espermatocitos secundarios, y después de la segunda división meiótica, en espermátidas, que más tarde se diferenciarán en espermatozoides. Estos espermatozoides entran en el epidídimo, un tubo fuertemente enrollado que está sobre el testículo, donde adquieren movilidad progresiva y habilidad fertilizante potencial. Cada epidídimo se continúa en un vaso deferente, que corre a lo largo de la pared posterior de la cavidad abdominal, alrededor de la vejiga, y desemboca en la glándula próstata. Justo antes de entrar en la próstata, los dos vasos deferentes se fusionan con conductos de las vesículas seminales y luego, dentro de la próstata, con la uretra, que lleva al exterior a través del pene.

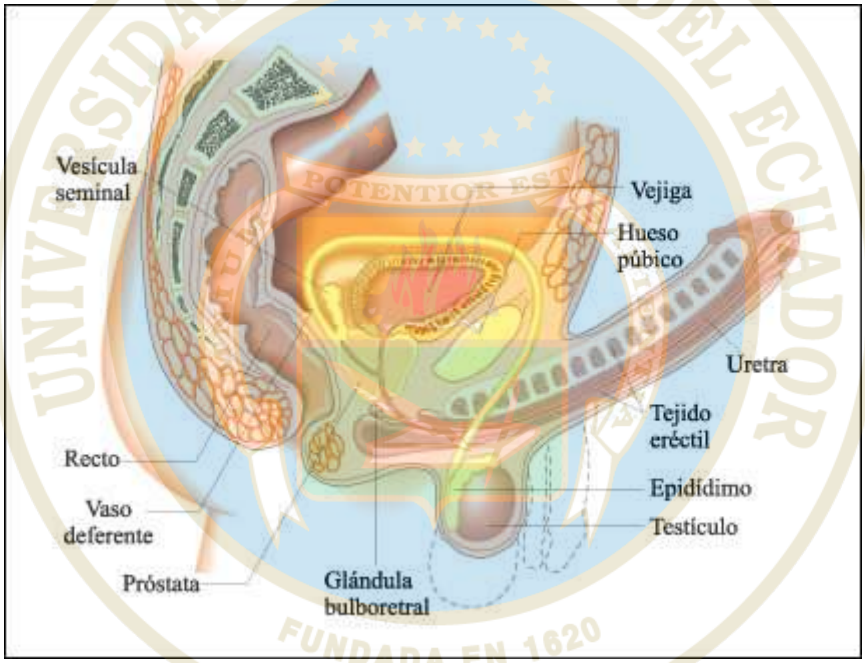
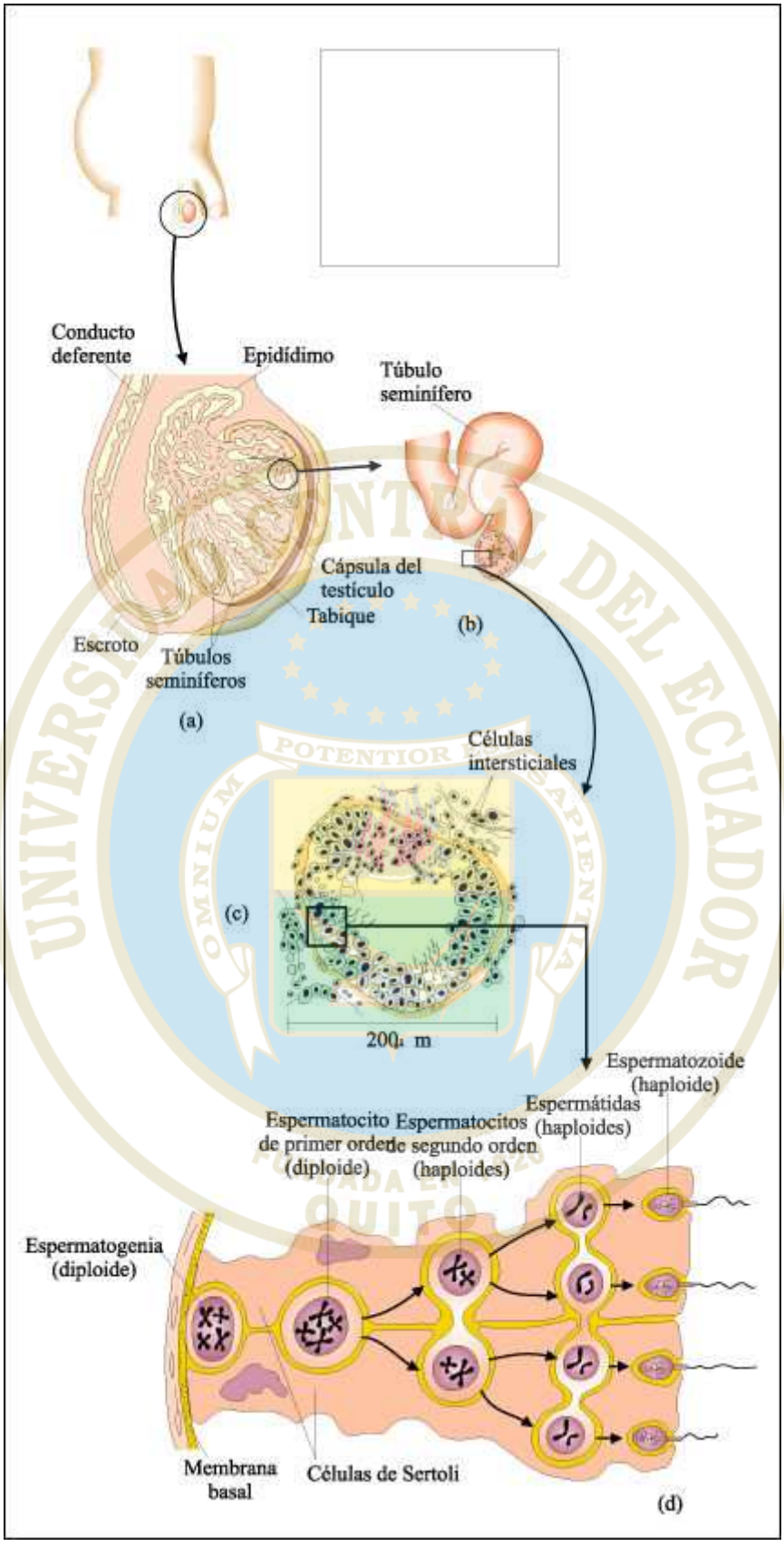


Diagrama del tracto reproductor masculino de los seres humanos

El diagrama anterior muestra el pene y el escroto antes (líneas punteadas) y durante la erección. Los espermatozoides formados en los túbulos seminíferos entran en el epidídimo. Desde allí pasan al vaso deferente, donde muchos se almacenan. El vaso deferente se fusiona con un conducto de la vesícula seminal y dentro de la próstata se une con la uretra. Los espermatozoides son mezclados con fluidos provenientes de la vesícula seminal y de la glándula próstata y se forma el semen que es liberado del pene a través de la uretra. La uretra también es un pasaje para la orina que se acumula en la vejiga.



Viaje por un túbulo seminífero.

a) Corte de un testículo con los túbulos seminíferos densamente replegados -donde se forman los espermatozoides- y el epidídimo -donde los espermatozoides

maduran y adquieren movimiento-. b) Micrografía electrónica y un esquema de un corte transversal de túbulo seminífero. c) Espermatozoides en distintas etapas de desarrollo. Las células intersticiales, que se encuentran en el tejido conectivo entre los túbulos son fuente de testosterona. d) Formación del esperma.

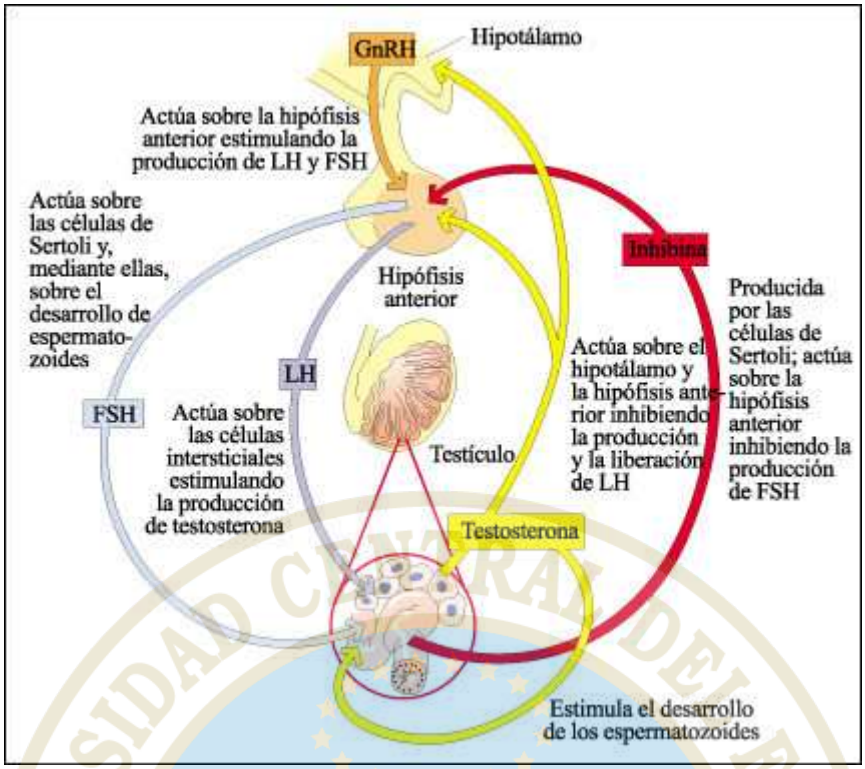
El pene está compuesto por tejido esponjoso eréctil que puede congestionarse con sangre, aumentando de tamaño y endureciéndose. En el momento de la eyaculación, los espermatozoides son expulsados a lo largo de los vasos deferentes por las contracciones de una cubierta envolvente de músculo liso. Cuando los espermatozoides se desplazan hacia la uretra, se le añaden secreciones provenientes de las vesículas seminales, la próstata y las glándulas bulbouretrales. La mezcla resultante, el semen, es expulsada de la uretra por contracciones musculares que implican, entre otras estructuras, la base del pene. Estas contracciones musculares también contribuyen a las sensaciones del orgasmo.

Los testículos son también la fuente principal de hormonas masculinas, conocidas colectivamente como andrógenos. El principal andrógeno, la testosterona, es necesario para la formación de los espermatozoides y es producido por las células intersticiales de los testículos y por la corteza suprarrenal.

Los andrógenos son producidos ya en el desarrollo embrionario temprano, haciendo que el feto masculino se desarrolle como macho. Después del nacimiento, la producción de andrógenos continúa en un nivel muy bajo hasta que el niño tiene aproximadamente 10 años. Ocurre luego un incremento en la testosterona, dando como resultado que comience la producción de espermatozoides (al comienzo de la pubertad) acompañado por el agrandamiento del pene y de los testículos, y también de la próstata y otros órganos accesorios. En el varón sano, un nivel elevado de producción de testosterona continúa hasta la cuarta década de vida, y luego comienza a declinar gradualmente.

La producción de testosterona es regulada por un sistema de retroalimentación negativa que implica, entre otros, a una hormona gonadotrófica, la hormona luteinizante (LH). La LH es producida en la hipófisis bajo la influencia del hipotálamo. En los tejidos intersticiales de los testículos estimula la salida de testosterona.

Los testículos están también bajo la influencia de otra hormona hipofisaria, la hormona foliculoestimulante (FSH) que actúa sobre las células de Sertoli de los testículos y, a través de ellos, sobre los espermatozoides en desarrollo. Exite una hormona proteica, la inhibina, secretada por las células de Sertoli que inhibe la producción de FSH.



La producción de hormonas que actúan sobre el testículo está regulada por un sistema de retroalimentación negativa.

En el varón, las tasas de liberación de testosterona son bastante constantes. Sin embargo, en muchos animales, la producción de hormona masculina es provocada por estímulos ambientales y cambios estacionales.

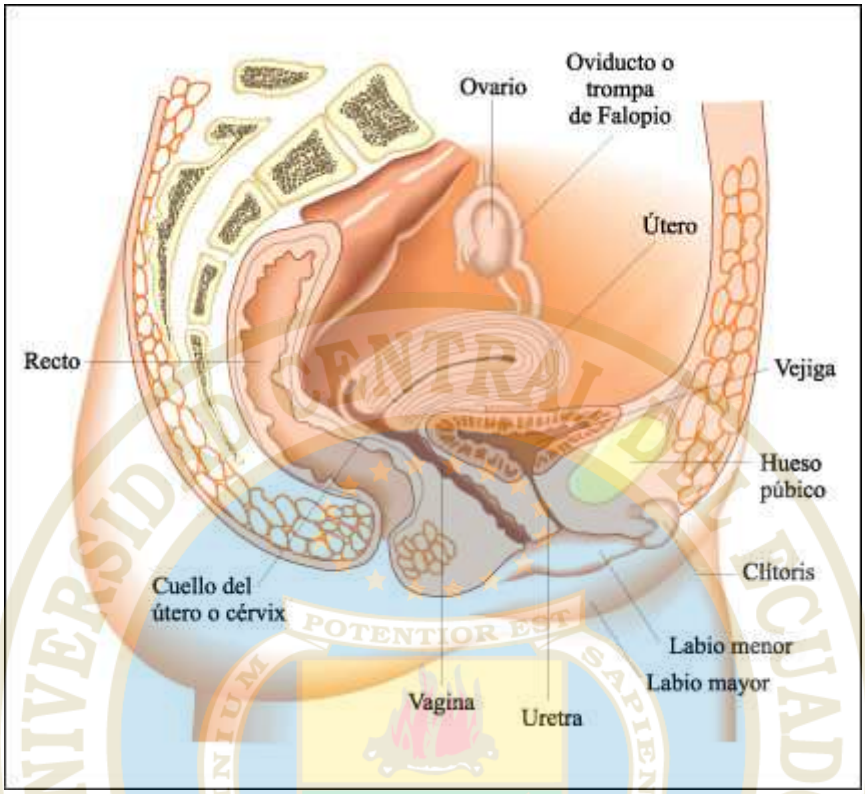
En el varón, la testosterona influye también en el desarrollo de las características sexuales secundarias. También es responsable de una variedad de patrones de comportamiento de cortejo de muchos animales machos y de varias formas de agresión hacia otros machos que se observan en muchísimas especies de vertebrados.

El sistema reproductor femenino

El sistema reproductor femenino incluye a los órganos productores de gametos, los ovarios. Los ovocitos, a partir de los cuales se desarrollan los óvulos, se encuentran en la capa externa del ovario. Otras estructuras importantes son los oviductos, el útero, la vagina y la vulva. El útero es un órgano hueco, muscular, en forma de pera, de tamaño ligeramente inferior al puño y está tapizado por el endometrio. Tiene dos capas principales, una de las cuales es expulsada durante la menstruación, mientras la otra es aquella a partir de la que se regenera la capa eliminada. Los músculos lisos de las paredes del útero se mueven en ondas continuas. El esfínter muscular que cierra la abertura del útero es el cérvix (cuello), por donde pasan los espermatozoides en su camino hacia el ovocito. En el momento del nacimiento, el cuello se dilata y permite la salida del feto.

La vagina es un tubo muscular que comunica el cuello del útero con el exterior del cuerpo. Es el órgano receptivo para el pene y también el canal de parto y su interior es ligeramente ácido.

Los órganos genitales externos de la mujer, el clítoris, homólogo al pene del varón, y los labios, se conocen colectivamente como la vulva. Al igual que el pene, está compuesto principalmente por tejido eréctil. Los labios encierran y protegen las estructuras subyacentes más delicadas (embrionariamente son homólogos al escroto del macho).



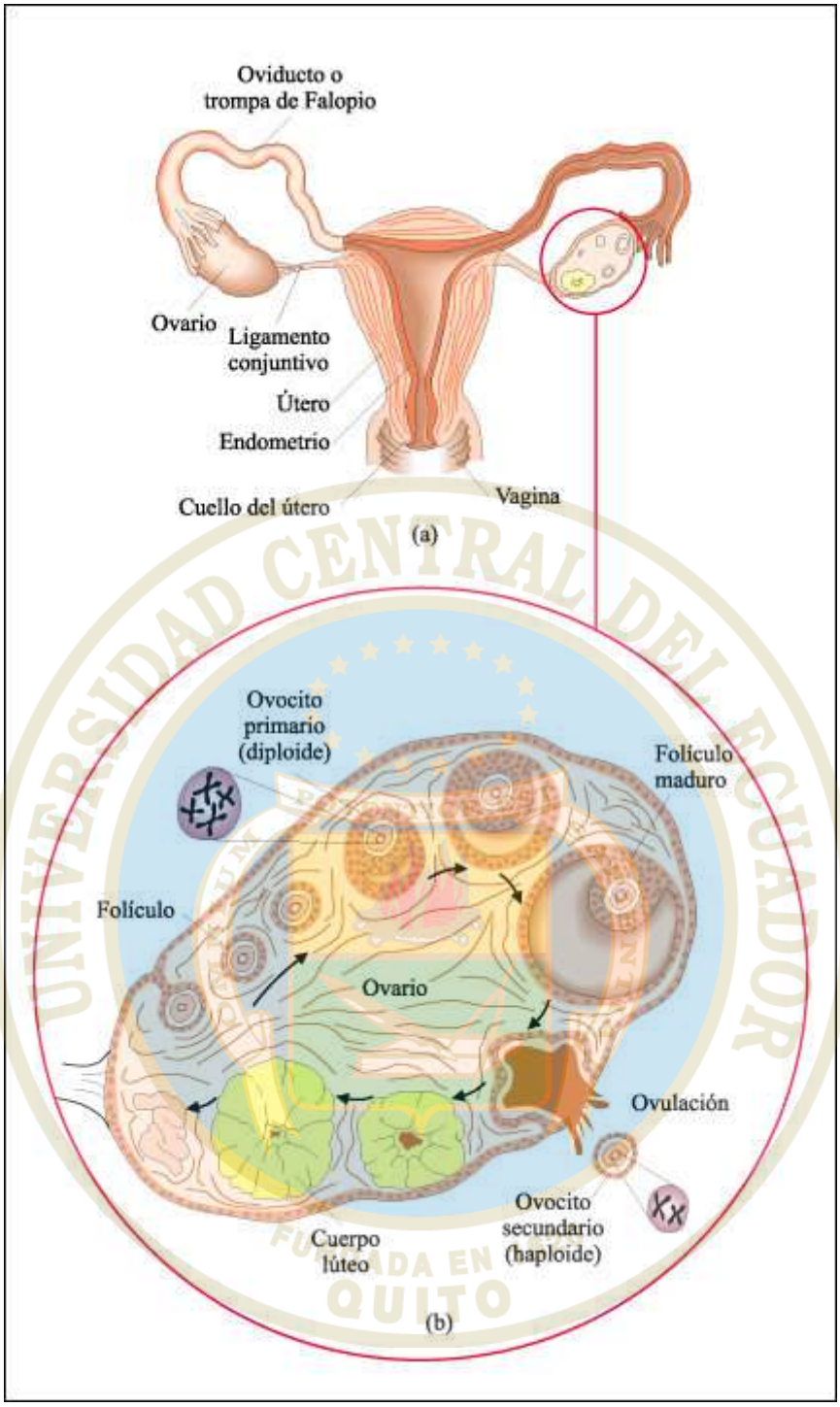
Órganos reproductores femeninos.

Nótese que el útero y la vagina forman ángulos rectos. Esta es una de las consecuencias del bipedalismo y de la postura erecta de Homo sapiens y una de las razones por las que el alumbramiento es más difícil en las mujeres que en otros mamíferos.

En las hembras humanas, los ovocitos primarios comienzan a formarse en el feto. En el momento del nacimiento, los ovarios contienen ovocitos primarios que han alcanzado la profase de la primera división meiótica y permanecen así hasta la madurez sexual. Luego, por influencia de las hormonas, se reanuda la primera división meiótica lo que da como resultado un ovocito secundario y un cuerpo polar. La primera división meiótica se completa alrededor del momento de la ovulación.

La maduración del ovocito implica también un gran incremento de tamaño debido a la acumulación de reservas alimenticias almacenadas y de la maquinaria metabólica (RNA mensajero y enzimas requeridos para las etapas tempranas del desarrollo).

Cuando un ovocito primario está listo para completar la meiosis, la primera división meiótica se completa pocas horas antes de la ovulación dando un ovocito secundario grande y un cuerpo polar. La segunda división meiótica no ocurre hasta después de la fecundación y produce el óvulo y otro pequeño cuerpo polar. Así, la mayoría de las reservas alimenticias pasan a un óvulo único. Todos los cuerpos polares mueren.



Aparato reproductor femenino.

a) Visión frontal de la anatomía interna del aparato reproductor femenino. b) Los ovocitos se desarrollan dentro de los folículos que se sitúan cercanos a la pared del ovario.

Las distintas etapas de desarrollo del ovocito y su folículo se ordenan aquí siguiendo las agujas del reloj, por toda la periferia del ovario(en realidad, el folículo permanece siempre en el mismo lugar). Después que el ovocito secundario es expulsado del folículo (ovulación) las células foliculares restantes dan origen al cuerpo lúteo, que secreta estrógenos y progesterona. Si el óvulo no es fecundado, el cuerpo lúteo se reabsorbe. Si el óvulo es fecundado, el cuerpo lúteo continúa

fabricando estrógenos y progesterona. Estas hormonas luego son producidas en grandes cantidades por la placenta y hacen que el útero esté en condiciones para el desarrollo del embarazo.

Los ovocitos, junto con las células foliculares que los rodean, se desarrollan cerca de la superficie del ovario. Las células del folículo suministran nutrientes al ovocito en crecimiento y también secretan estrógenos, las hormonas que apoyan el crecimiento sostenido del folículo e inician la formación del endometrio. Durante las etapas finales de su crecimiento, el folículo madura y se convierte en folículo de de Graaf que por último estalla liberando al ovocito.

Cuando el ovocito es liberado es captado por el oviducto contiguo. Luego, desciende por la trompa. El recorrido del ovario al útero toma aproximadamente 3 días. El ovocito es capaz de ser fecundado en las siguientes 24 horas después de su expulsión. Así, la fecundación debería ocurrir en la ampolla del oviducto. Si la célula huevo es fecundada, el embrión joven se implanta en el endometrio 2 o 3 días después de alcanzar el útero, 5 o 6 días después que la célula huevo fue fecundada. Si el ovocito no es fecundado, muere, y el endometrio que tapiza el útero se elimina durante la menstruación.

Aproximadamente una vez por mes en la mujer en edad reproductiva y no embarazada, un ovocito es expulsado de un ovario y es barrido hacia la trompa contigua. La fecundación, cuando ocurre, normalmente tiene lugar dentro de una de las trompas. Posteriormente, el embrión joven desciende por las trompas y se implanta en el tapiz uterino. Los movimientos musculares de la trompa, unidos al batir de los cilios que lo tapizan, impulsan al embrión por la trompa hacia el útero.

Bajo la influencia de una variedad de estímulos, el clítoris y sus bulbos se congestionan y distienden con sangre, como lo hace el pene del varón. La distensión de los tejidos se acompaña por la secreción en la vagina de un fluido que lubrica sus paredes y neutraliza su ambiente ácido y, por lo tanto, espermicida.

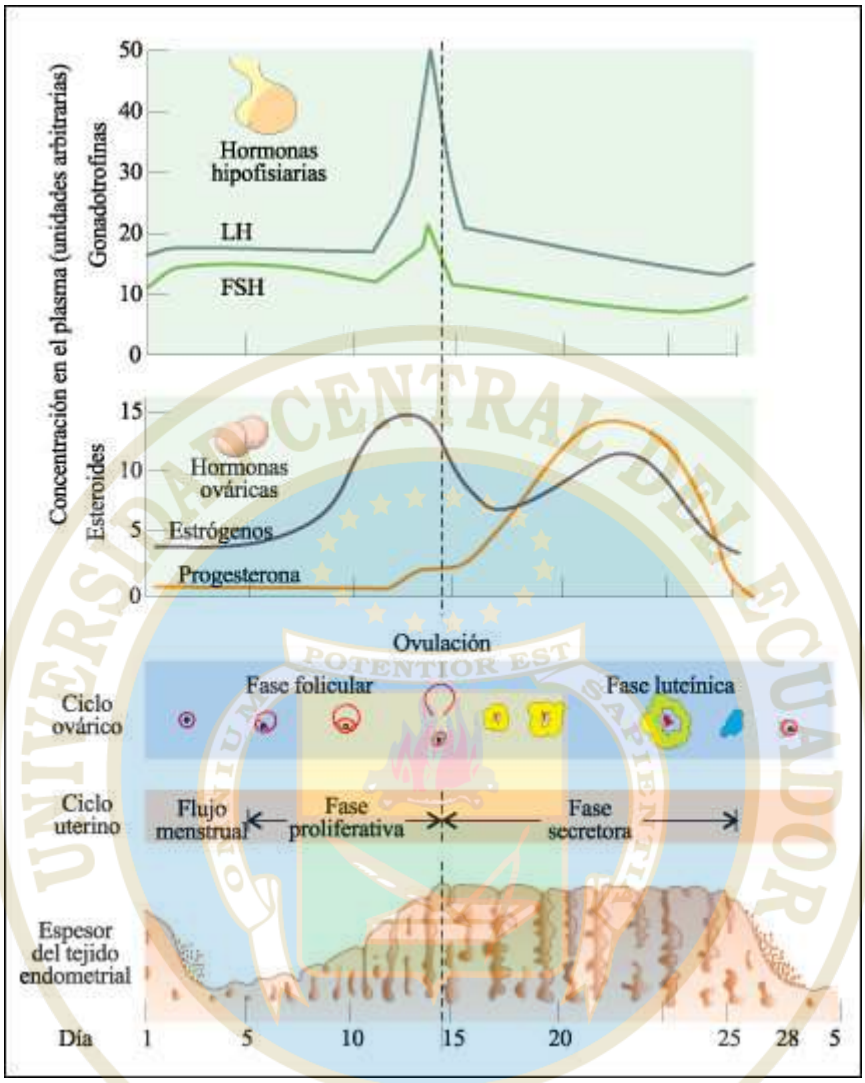
El orgasmo en la mujer, como en el varón, está marcado por contracciones musculares rítmicas, seguidas por la expulsión hacia las venas de la sangre atrapada en los tejidos congestionados. Músculos homólogos producen el orgasmo en los dos sexos, pero en las mujeres no hay eyaculación de fluido a través de la uretra o de la vagina. En el orgasmo, el cuello desciende a la porción superior de la vagina, donde el semen tiende a formar una laguna. El orgasmo femenino puede producir también contracciones en las trompas, que impulsan a los espermatozoides hacia arriba. Sin embargo, el orgasmo en las mujeres no es necesario para la concepción.

Las hembras de casi todas las especies de mamíferos, excepto Homo sapiens, se aparean sólo durante el estro. La hembra humana parece ser uno de los pocos animales receptivos al apareamiento durante períodos no fértiles.

La producción de ovocitos en las hembras de vertebrados es cíclica. Implica tanto la interacción de hormonas como los cambios en las células foliculares y en el tapiz uterino y se conoce como al ciclo menstrual. Su producción y control están a cargo del hipotálamo. Las hormonas involucradas incluyen los estrógenos y la progesterona, las gonadotrofinas hipofisarias FSH y LH y la hormona liberadora de gonadotrofina (GnRH) del hipotálamo.

En concentraciones reducidas los estrógenos actúan por medio de retroalimentación negativa inhibiendo la producción de FSH y GnRH (y de esta forma, de LH). En concentraciones elevadas los estrógenos actúan a través de retroalimentación

positiva aumentando la sensibilidad de la hipófisis a la GnRH y también pueden estimular la secreción de GnRH; el resultado es un incremento en la síntesis de LH y FSH por la hipófisis. En concentraciones altas, la progesterona, en presencia de estrógenos, inhibe la secreción de GnRH y, así, la producción de LH y FSH.



El ciclo menstrual.

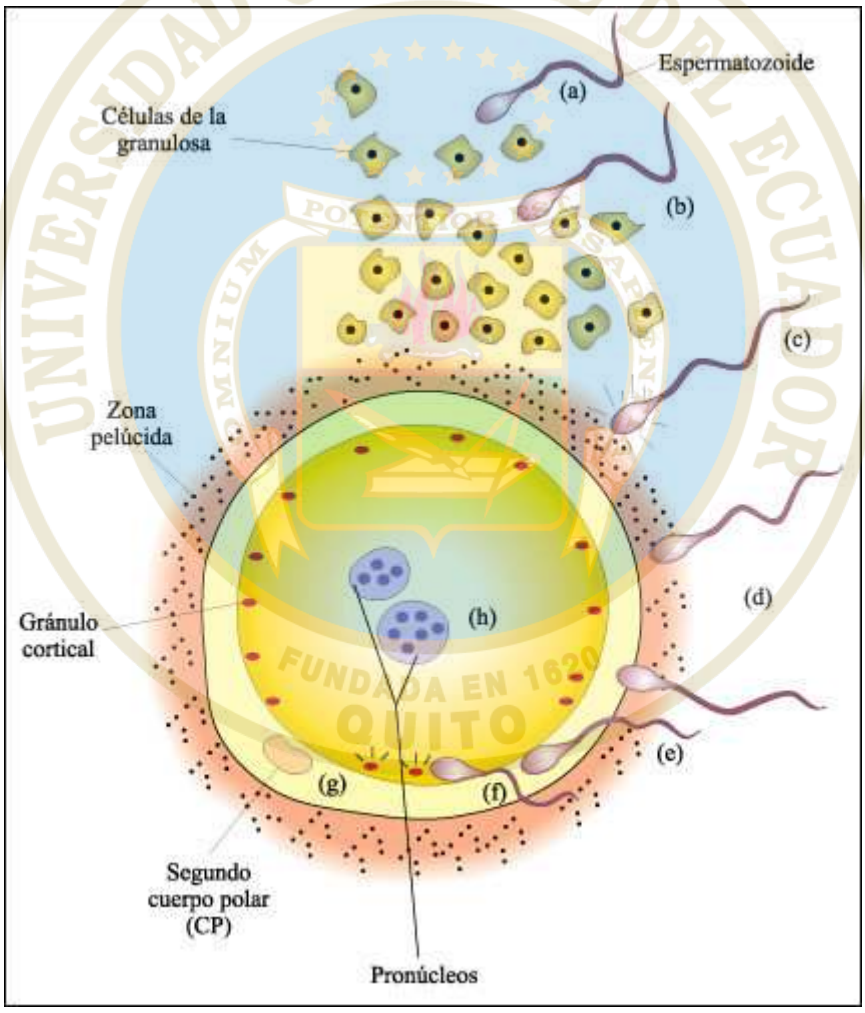
Todos los acontecimientos que se producen en un ciclo menstrual implican cambios de concentración hormonal y anatómicos en el ovario y en la pared interna del útero (endometrio). El ciclo comienza con el primer día de flujo menstrual, causado por el desprendimiento del endometrio. El aumento de la concentración de FSH y LH al comenzar el ciclo estimula un folículo ovárico que crece y secreta estrógenos bajo cuya influencia el endometrio se regenera. El brusco aumento de la concentración de estrógenos antes de alcanzar la mitad del ciclo dispara un incremento súbito de LH desde la hipófisis, lo que produce la ovulación. Después de la ovulación, la concentración tanto de LH como de FSH cae. El folículo se convierte en el cuerpo lúteo, que produce progesterona y estrógenos. La progesterona continúa estimulando el endometrio, preparándolo para la implantación del óvulo fecundado. Si la fecundación no se produce, el cuerpo lúteo degenera, la producción de progesterona entonces se detiene y el endometrio comienza a desprenderse, las concentraciones de LH y de FSH vuelven a subir, y comienza un nuevo ciclo.

El inicio de la primera menstruación marca el comienzo de la pubertad en las hembras de los seres humanos. La mayor producción de hormonas sexuales femeninas antes de la pubertad induce el desarrollo de las características sexuales secundarias.

Pasos necesarios para que se produzca la fertilización

Para que ocurra la fertilización debe producirse el encuentro entre el ovocito expulsado en la ovulación y un espermatozoide proveniente del semen que fue depositado en la vagina durante la eyaculación.

Para poder fertilizar al ovocito, los espermatozoides deben experimentar una "capacitación", proceso reversible en el que se agregan y remueven componentes de la membrana plasmática que fueron adquiridos durante el contacto con el fluido del epidídimo y de la vesícula seminal. La capacitación permite que se produzca la reacción acrosomal en los espermatozoides, que permitirá la penetración de la zona pelúcida, y la hiperactivación de estos gametos.



Secuencia de pasos de la fertilización.

a) Capacitación. b) Pasaje a través de las células de la granulosa que rodean el ovocito. c) Unión del espermatozoide a la zona pelúcida. d) Penetración de la zona pelúcida. e) Fusión espermatozoide-ovocito. f) Activación del ovocito. g) Liberación del segundo cuerpo polar. h) Formación de los pronúcleos.

Una vez producida la fusión del espermatozoide y del ovocito, ocurre la activación del ovocito; entonces se reanuda y completa la segunda división meiótica, y se libera el segundo cuerpo polar.

Finalmente se produce la asociación de los cromosomas parentales, o singamia, que culminará en la formación del núcleo diploide.

Técnicas anticonceptivas

Existe una variedad de métodos anticonceptivos para evitar o diferir un embarazo. Durante muchos años, los métodos anticonceptivos más utilizados fueron los métodos de barrera, como el diafragma y el condón. En las décadas de 1960 y 1970, se generalizó el uso de la "píldora", una combinación de estrógenos y progesterona sintéticos. Cuando se toma diariamente, la píldora mantiene el nivel de estas hormonas en sangre lo suficientemente elevado como para bloquear la producción de hormonas hipofisarias FSH y LH. Sin FSH, los folículos ováricos no maduran y, en ausencia de LH, no hay ovulación, de manera que no es posible el embarazo.

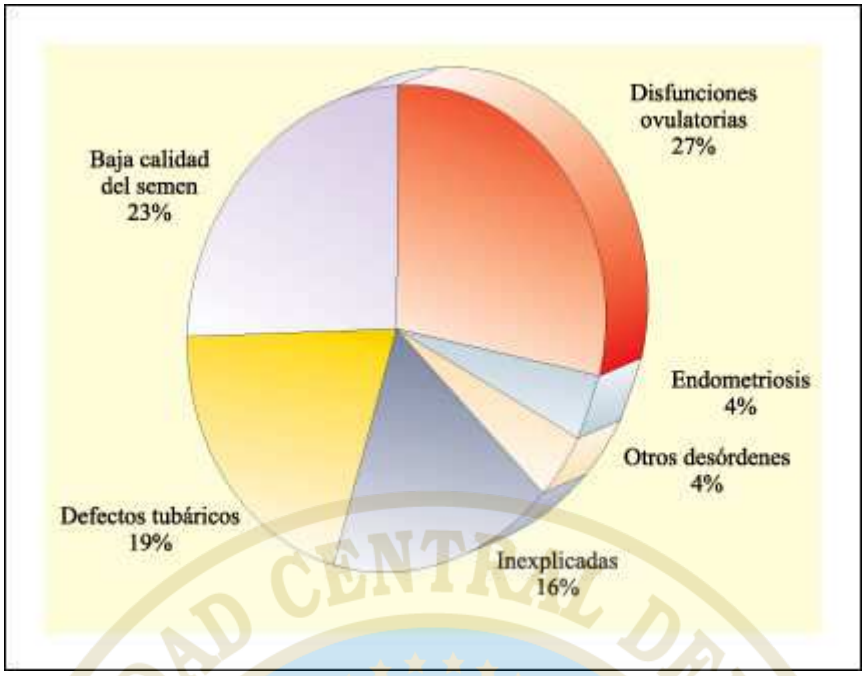
En los últimos años, el diafragma y el condón se han vuelto a utilizar. Una adquisición relativamente reciente es la del condón femenino, que presenta una nueva opción para el control de la natalidad y de la transmisión de las enfermedades infecciosas, si bien su empleo demostró poca practicidad. En combinación con gelatinas espermicidas, estos dos métodos, y particularmente el condón, suministran una barrera no sólo contra los espermatozoides, sino también contra muchos agentes infecciosos.

Esterilidad e infertilidad

Cuando los pasos requeridos para lograr la fertilización se desarrollan normalmente, y existe una integridad anatómica y funcional del sistema reproductor del hombre y de la mujer, se produce una fertilización exitosa. Sin embargo, en muchas ocasiones se presentan patologías, tanto en el hombre como en la mujer, que dificultan o impiden un embarazo natural. La infertilidad de una pareja se define como la incapacidad de concebir un hijo vivo a pesar de mantener un ritmo normal de relaciones sexuales sin métodos anticonceptivos durante un período de un año y puede deberse a la infertilidad en uno o ambos de sus miembros.

En la mujer, la edad condiciona en forma fundamental la capacidad reproductiva. Se observa claramente una disminución de la capacidad reproductiva a partir de los 35 años, que se acentúa desde los 40. Tanto la calidad de los ovocitos como la capacidad del útero para llevar un embarazo a término se ven afectadas, aunque la primera causa es la principal responsable de la disminución de la función reproductiva.

Las patologías asociadas a las variables endocrinas son en general disfunciones ovulatorias. Las patologías asociadas a variables anatómicas son, en general, defectos tubáricos. Otras patologías anatómicas incluyen la presencia de tejido endometrial fuera de la cavidad uterina, la presencia de miomas y malformaciones que dificultan la implantación embrionaria. Otros defectos están asociados a la baja calidad del semen y muchos otros permanecen inexplicados.



Porcentaje de diferentes causas de infertilidad.

En el hombre, las causas de infertilidad están relacionadas con una baja calidad del semen. Por otra parte, la penetración del esperma a través del moco cervical es un paso indispensable en el largo camino hacia el ovocito. La penetración depende directamente de la capacidad de movimiento de los espermatozoides; por lo tanto, anomalías a ese nivel dificultan esta etapa.

Existen casos de inmunidad, caracterizada por la presencia de anticuerpos contra los espermatozoides. En estos casos, la penetración se ve seriamente dificultada ya que los espermatozoides quedan "atados" al moco cervical y son incapaces de liberarse. Otras patologías están relacionadas con la unión de los espermatozoides a los receptores de la zona pelúcida, a fallas en la reacción acrosómica y a la presencia de microorganismos o anticuerpos.

La reproducción asistida abarca un conjunto de procedimientos en los cuales un equipo médico colabora en el encuentro de los gametos femeninos y masculinos cuando éste no puede producirse naturalmente. Los procedimientos pueden clasificarse en técnicas de baja y de alta complejidad.

Dentro de los procedimientos de baja complejidad se puede mencionar la inseminación artificial, que consiste en la introducción de espermatozoides en el tracto reproductivo de la mujer en forma no natural con el fin de lograr la fertilización.

Entre las técnicas de inseminación artificial, la más utilizada es la intrauterina, en la que se coloca el semen capacitado lo más cerca posible de la trompa, reduciendo así la distancia que los espermatozoides deben recorrer para alcanzar el ovocito.

Los procedimientos de alta complejidad involucran la estimulación hormonal de la ovulación, la punción y aspiración folicular y la capacitación y selección de espermatozoides mótiles y morfológicamente normales. Incluyen la transferencia intratubaria de gametos (GIFT), la fertilización in vitro (FIV) y la inyección de un espermatozoide en el citoplasma ovocitario (ICSI).



Capítulo 51. La continuidad de la vida I: Desarrollo

Cada vida humana comienza con la fusión de un espermatozoide y un óvulo . Si el óvulo recién fecundado de un animal -de cualquier animal- se examina bajo el microscopio electrónico, no puede encontrarse ningún indicio del enorme potencial con que está dotada esta célula única. ¿De qué manera las estructuras complejas del embrión , y posteriormente del animal adulto, se desarrollan a partir de esta célula única, aparentemente simple? Esta pregunta es una de las más fundamentales de la biología y aunque ha concitado la atención de los científicos durante más de 100 años, aún no se cuenta con una respuesta completa y definitiva.

En el proceso del desarrollo , el óvulo fecundado se transforma en un organismo completo, que consiste en centenares o miles de millones de células y que se asemeja, en gran medida, a sus progenitores. Este proceso implica crecimiento, diferenciación y morfogénesis .

El desarrollo en la mayoría de las especies animales comienza con la fecundación -la fusión del ovocito y del espermatozoide-. El erizo de mar presenta muchas similitudes en el proceso de fertilización comparado con los vertebrados y otros cordados. Los erizos de mar son, desde hace mucho tiempo, los favoritos de los embriólogos. Una vez formado, el huevo comienza a dividirse por mitosis . De esta manera, se pone en movimiento la cadena de los fenómenos del desarrollo.

El desarrollo ocurre en tres etapas: segmentación , gastrulación y organogénesis . Cuando la segmentación se completa, el embrión consiste en un cúmulo de células, la blástula, con una cavidad central, el blastocele. La segmentación implica una serie de divisiones mitóticas en las que el volumen citoplasmático del huevo es dividido en numerosas células nucleadas y más pequeñas, llamadas blastómeras .

La gastrulación da como resultado el establecimiento de tres capes de tejidos: el endodermo, el mesodermo y el ectodermo. Cada una de estas capas de tejido primario establecidas origina tejidos y órganos particulares.

Hacia el final de la gastrulación, comienzan a aparecer los primeros signos visibles de diferenciación. En los huevos amniotas , como los de los reptiles, aves y mamíferos, el embrión, a medida que se desarrolla, forma cuatro membranas extraembrionarias: el saco vitelino , la alantoides , el corion y el amnios .

Los patrones básicos de desarrollo son notablemente semejantes en todo el reino animal, incluido el hombre. Los estudios experimentales sobre invertebrados, anfibios, aves y mamíferos han provisto de un fundamento sólido a nuestra comprensión del desarrollo humano.

Fertilización del ovocito y formación del cigoto

Las primeras etapas del desarrollo embrionario de un equinodermo son, en varios aspectos importantes, similares a los que se observan en los vertebrados y otros cordados, lo que indica una relación evolutiva más íntima que la que se esperaría sobre la base de la comparación de las formas adultas.

El desarrollo comienza con la fertilización del óvulo por el espermatozoide. La célula huevo es de mucho mayor tamaño que el espermatozoide ya que todo el material necesario para las primeras etapas del desarrollo embrionario está almacenado en ella. Una vez formado, el huevo comienza a dividirse por mitosis. De esta manera, se pone en movimiento la cadena de los fenómenos del desarrollo.

En muchas especies, aunque la activación del óvulo y la mitosis siguen a la fertilización, también pueden sucederse sin ésta y el embrión puede desarrollarse por partenogénesis. Los óvulos de muchos invertebrados, y de algunos vertebrados, son capaces de desarrollarse normalmente en ausencia de espermatozoides si éstos son activados artificialmente. Los mamíferos, en cambio, no presentan partenogénesis. Por el contrario, la presencia del pronúcleo femenino y del masculino son indispensables para el desarrollo normal del embrión.

Segmentación y formación de la blástula

El embrión comienza a formar un organismo multicelular mediante un proceso llamado clivaje o segmentación, proceso que implica una serie de divisiones mitóticas en las que el volumen citoplasmático del huevo es dividido en numerosas células nucleadas y más pequeñas. El genoma embrionario transmitido por mitosis a todas las células no se expresa en los primeros estadios del desarrollo. Otra característica del clivaje es que, en la mayoría de las especies, no existe un incremento en el volumen total del embrión durante este período.

El patrón de clivaje varía según las especies y está determinado, principalmente, por la cantidad y la distribución del vitelo en el citoplasma. Cuando un hemisferio del huevo está relativamente libre de vitelo, las divisiones celulares ocurren de forma más rápida que en el hemisferio opuesto, que tiene más vitelo. El hemisferio rico en vitelo se denomina hemisferio vegetal y el hemisferio opuesto, pobre en vitelo, hemisferio animal. El núcleo del embrión generalmente se desplaza hacia el hemisferio animal donde ocurre, en general, el clivaje.

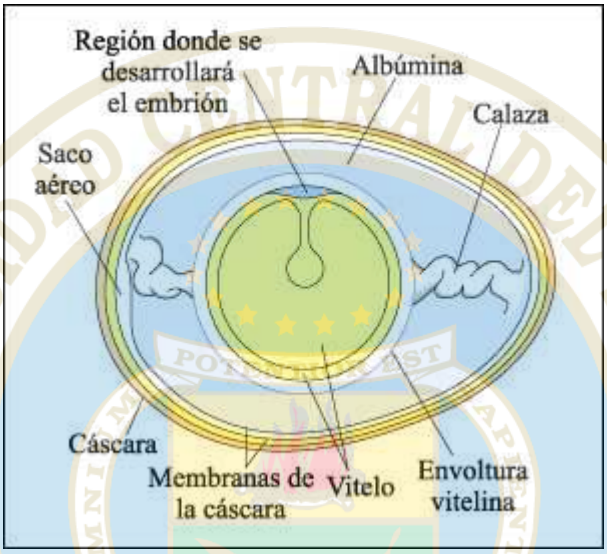
En los embriones con relativamente poco vitelo -como en el erizo de mar- la segmentación es uniforme, abarca el embrión entero y forma células de tamaño similar.

El embrión luego pasa por una etapa de mórula. Luego se crea una cavidad llena de fluido en el centro del embrión, conocida como blastocele. Cuando el blastocele está completamente formado, el embrión se llama blástula y sus células son las blastómeras. La blástula del erizo de mar tiene, aproximadamente, el mismo tamaño que la célula huevo a partir de la cual se desarrolló.

En los anfibios, la segmentación del huevo de los anfibios es diferente de la del erizo de mar principalmente en el contenido de vitelo. Como los anfibios presentan mayores cantidades de vitelo, el huevo se divide en forma desigual y se forman células de mayor tamaño en el hemisferio vegetal. Como ocurre con el huevo del erizo, la segmentación del huevo de anfibio da como resultado la formación de una blástula, pero el blastocele del anfibio es pequeño y habitualmente excéntrico. El

blastoporo aparece como una hendidura con forma de media luna; siempre se forma en el límite entre la media luna gris y el hemisferio vegetal.

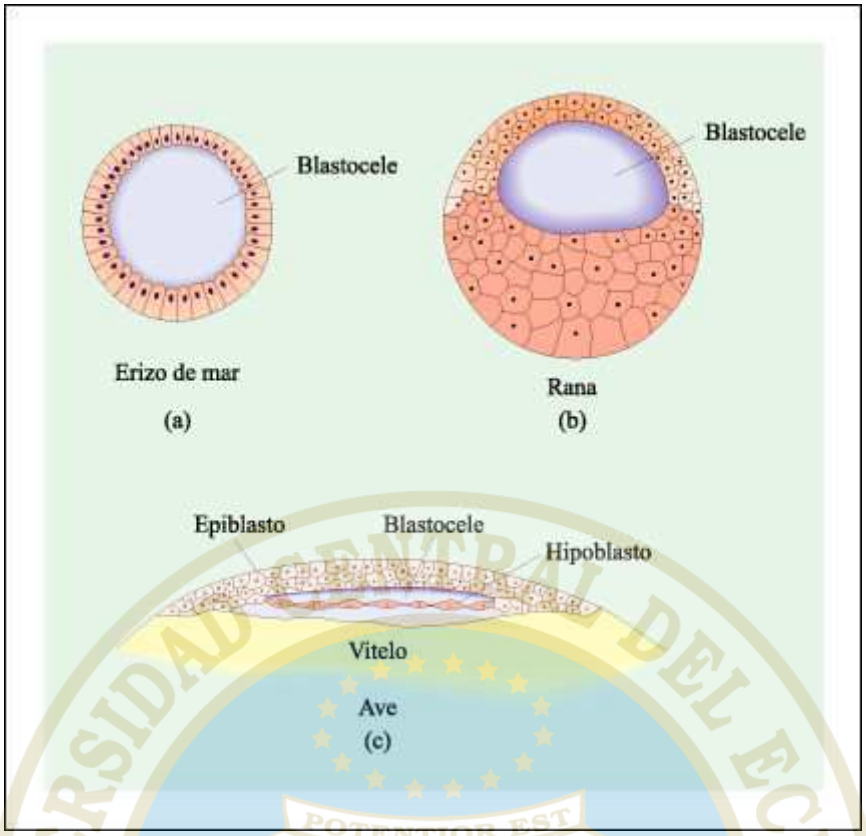
Con respecto a las aves, el huevo de gallina, familiar para todos nosotros, es diferente en muchos aspectos de los huevos mencionados. En primer lugar, está rodeado por una cáscara, que evita la desecación y permite que se desarrolle fuera del agua. En segundo lugar, en relación con su desarrollo terrestre, está rodeado por un sistema de membranas (es un huevo amniota). En tercer lugar, contiene una gran cantidad de vitelo. Esta gran cantidad de alimento almacenado posibilita un período de desarrollo más largo antes de que emerja el animal inmaduro. Como resultado, el pollo, aunque es aún pequeño en el momento del nacimiento, está mucho más adelantado en el desarrollo que la larva plútea de los erizos o el renacuajo.



Anatomía del huevo de pollo

En el momento de su liberación del ovario en la ovulación, el huevo consiste en la envoltura vitelina y sus contenidos. La fecundación, si ocurre, tiene lugar en la parte superior del oviducto. A medida que el huevo se mueve a través del oviducto se suman las capas de albúmina (la clara de huevo) sintetizadas por las células del oviducto y liberadas desde ellas. La primera de éstas, la calaza, es la estructura con forma de cuerda que se observa frecuentemente cuando se abre un huevo. La calaza mantiene suspendida a la célula huevo y asegura que el embrión, que se desarrolla a un costado del huevo, esté siempre hacia arriba, próximo al calor de la madre. Dos membranas de la cáscara y la propia cáscara se añaden antes de la puesta del huevo.

El vitelo del huevo de gallina, al igual que el de los huevos de otras aves y también de los reptiles, es tan grande y tan denso que la segmentación no abarca la mayor parte de la masa del huevo. La única parte que se segmenta es una delgada capa de citoplasma, que se sitúa como un casquete en la parte superior del vitelo y contiene al núcleo. La segmentación de esta delgada capa produce una blástula con forma de rombo, conocida como un blastodisco. Las aves, los reptiles y los mamíferos monotremas se desarrollan a partir de un blastodisco.



Blástulas de a) un erizo de mar, b) una rana y c) un ave.

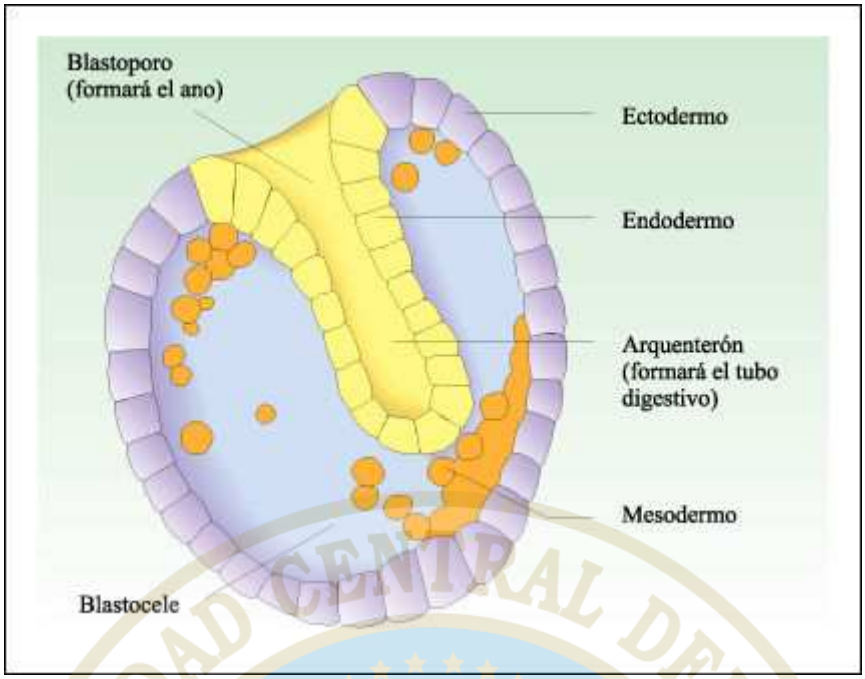
En el erizo de mar y en la rana, la blástula es una esfera de células hueca. En el ave tiene la forma de un blastodisco -una esfera aplastada de células- que se constituye en la superficie del vitelo. El blastocele se ubica entre el epiblasto y el hipoblasto.

Gastrulación y establecimiento del plan corporal

La formación de la blástula es seguida por un proceso denominado gastrulación a través del cual se origina el intestino primitivo y se desarrollan las tres capas de tejido embrionario: una capa interna, el endodermo, una capa media, el mesodermo y una capa externa, el ectodermo. Cada una de estas tres capas de tejido primario origina tejidos y órganos particulares.

En el erizo de mar, la gastrulación propiamente dicha comienza con la formación del blastoporo, una abertura en la blástula. Luego, la capa entera de células más próxima al blastoporo se invagina, moviéndose a través del blastocele hacia el polo opuesto y formando el arquenterón que finalmente desarrollará el tubo digestivo. El blastoporo se transformará en el ano. La formación del ano en el blastoporo -o cerca de él- es la característica que define a los deuteróstomos, que incluyen a los equinodermos y a los cordados.

Como resultado de los movimientos que ocurren durante la gastrulación, se forman las tres capas de tejido embrionario mencionadas y se establece el eje anteroposterior del embrión.

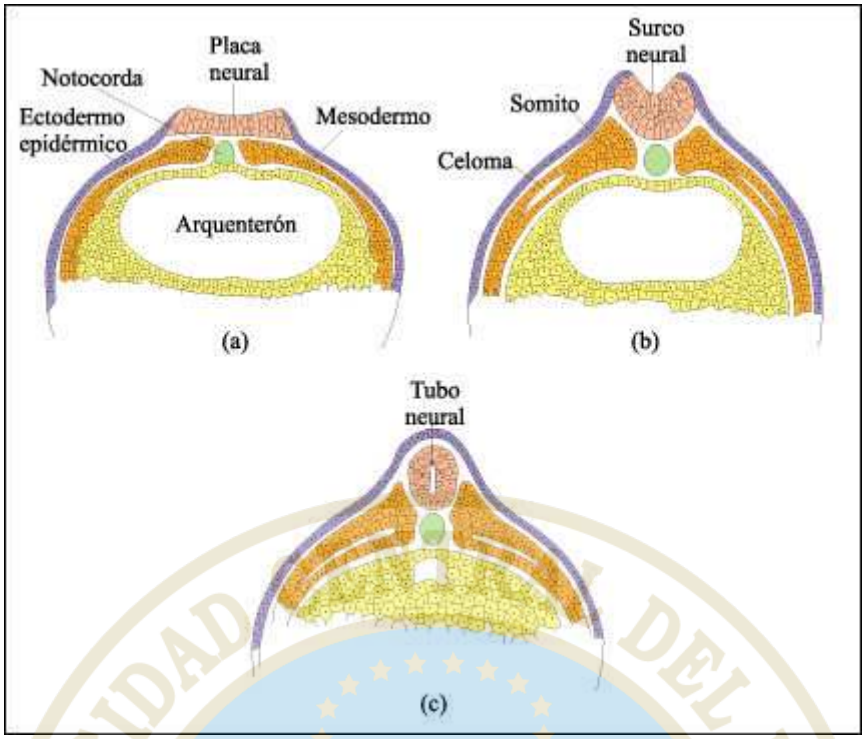


Gástrula de erizo de mar.

La gastrulación produce un embrión de tres capas. El arquenterón se transformará en el tubo digestivo, y el blastoporo, en el ano. Finalmente, el blastocele queda casi completamente obliterado. En ésta y en otras ilustraciones posteriores, el ectodermo es azul, el endodermo es amarillo y el mesodermo es rojo.

Una vez completada la gastrulación, se hace evidente que ha ocurrido un proceso de diferenciación celular. La célula huevo se ha transformado en un número de células diferenciadas, especializadas, que desempeñan funciones específicas.

La gastrulación en los anfibios sólo difiere de la del erizo de mar en algunos detalles. En Xenopus las células de la blástula tienen diferentes destinos según si estaban en la capa superficial o profunda del embrión. Durante la gastrulación, los tejidos embrionarios primarios -endodermo, mesodermo y ectodermo- se disponen en un patrón de tres capas. Hacia el final de la gastrulación, comienzan a aparecer los primeros signos visibles de diferenciación. El cordamesodermo, una lámina de células mesodérmicas, ha formado la notocorda y el ectodermo neural ha comenzado a engrosarse, formando la placa neural.

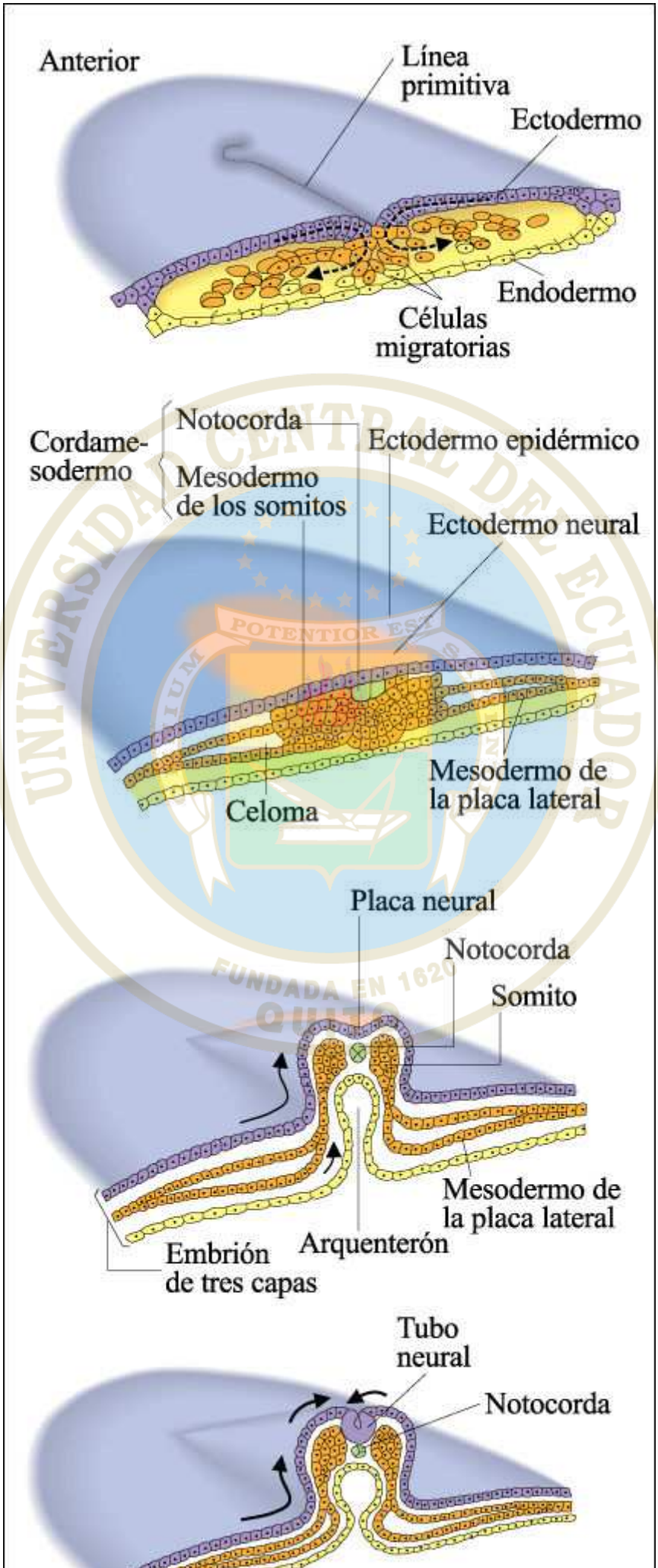


La formación del tubo neural a partir de la placa neural de la rana.

a), b). Las elevaciones engrosadas del ectodermo neural a derecha e izquierda de la placa neural se curvan formando el surco neural. Los rebordes del surco neural después se encuentran y se fusionan. c) Finalmente, el tubo neural resultante se separa del ectodermo epidérmico.

Simultáneamente, se van formando los somitos. El celoma se forma entre dos capas de tejido en el mesodermo de la placa lateral. Quedan así establecidas las principales características del vertebrado.

En las aves y en los mamíferos, el homólogo del blastoporo es la línea primitiva.

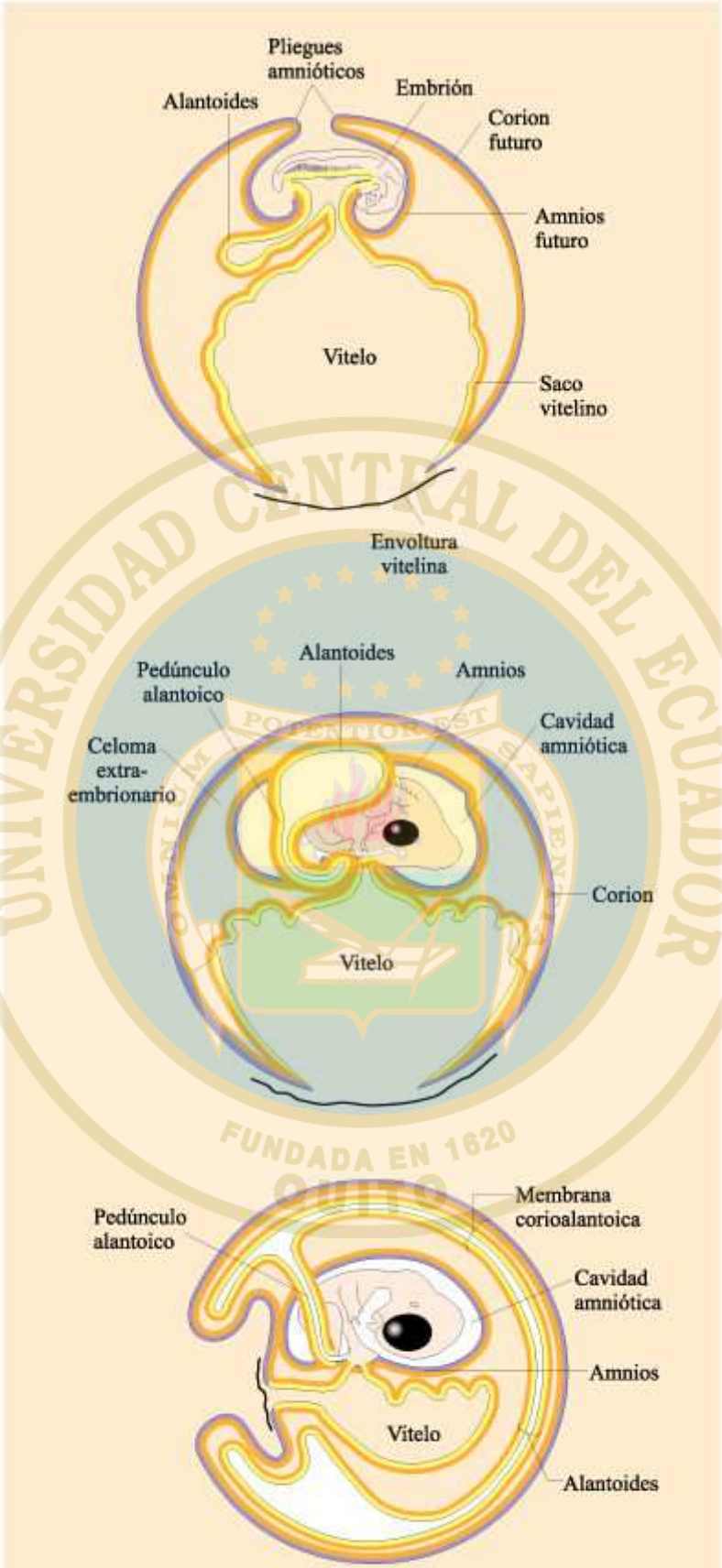

Anterior
Línea primitiva
Ectodermo
Endodermo
Células migratorias
Cordame-sodermo
Notocorda
Mesodermo de los somitos
Ectodermo epidérmico
Ectodermo neural
Mesodermo de la placa lateral
Celoma
Placa neural
Notocorda
Somito
Mesodermo de la placa lateral
Arquenterón
Embrión de tres capas
Tubo neural
Notocorda

Gastrulación y formación del tubo neural en el pollo.

Uno de los pasos evolutivos más importantes entre los vertebrados fue el desarrollo del huevo amniota, que contiene su propia reserva de agua y, por lo tanto, puede ser depositado en tierra. El agua está contenida dentro de las membranas extraembrionarias. Estas membranas comienzan como extensiones del blastodisco y cada una está formada por una combinación de dos de los tipos primarios de tejido.

En los reptiles y en las aves, estas membranas desempeñan papeles esenciales en suministrar al embrión en desarrollo moléculas de alimento y oxígeno, en eliminar productos de desecho nitrogenados y proteger al embrión de la abrasión. En los mamiferos, el saco vitelino es el sitio en el cual las células germinales son retenidas antes de su migración a las gónadas en desarrollo, la alantoides se desarrolla en cordón umbilical, el corion forma estructuras del lado fetal de la placenta, y el amnios, como en aves y reptiles, encierra el embrión en una cavidad llena de fluido.

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO



Las cuatro membranas extraordinarias:

Saco vitelino (endodermo y mesodermo)

Alantoides (endodermo y mesodermo)

Amnios (mesodermo y ectodermo)

Corion (mesodermo y ectodermo)

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
FUNDADA EN 1620
QUITO

Desarrollo de las membranas extraembrionarias del pollo.

A medida que el embrión se hace tubular y se separa del vitelo, comienzan a formarse las membranas extraembrionarias. Una membrana, el saco vitelino, crece alrededor del vitelo y lo rodea casi por completo. Una segunda membrana, la alantoides, surge como una excrecencia de la parte posterior del intestino. La tercera y la cuarta se elevan por encima del embrión, se fusionan y se forman dos membranas separadas. La interna es el amnios y la externa es el corion. El corion finalmente se fusiona con la alantoides (membrana corioalantoica), que en etapas posteriores del desarrollo encierra al embrión, al vitelo y a todas las otras estructuras.

La diferenciación es el resultado de la expresión diferencial de genes específicos en el núcleo de una célula. Una variedad de experimentos han demostrado que, para ciertos tipos celulares, la diferenciación no resulta irreversible hasta bastante tarde en el proceso del desarrollo. Sin embargo, para muchos tipos celulares, la potencialidad de desarrollo se ve gradualmente limitada a medida que la gastrulación avanza y ciertas capas de células se ubican adecuadamente en el embrión. Este proceso, en el cual queda fijado el destino de una célula, depende de una serie progresiva de interacciones entre diferentes tipos de tejidos.

Las últimas etapas del desarrollo después de la segmentación y de la gastrulación generalmente se conocen como organogénesis. La organogénesis comienza con la interacción inductiva entre el ectodermo y el cordamesodermo subyacente. Cada uno de los tres tejidos primarios formados durante la gastrulación experimenta luego crecimiento, diferenciación y morfogénesis. Este proceso es esencialmente el mismo en todos los vertebrados.

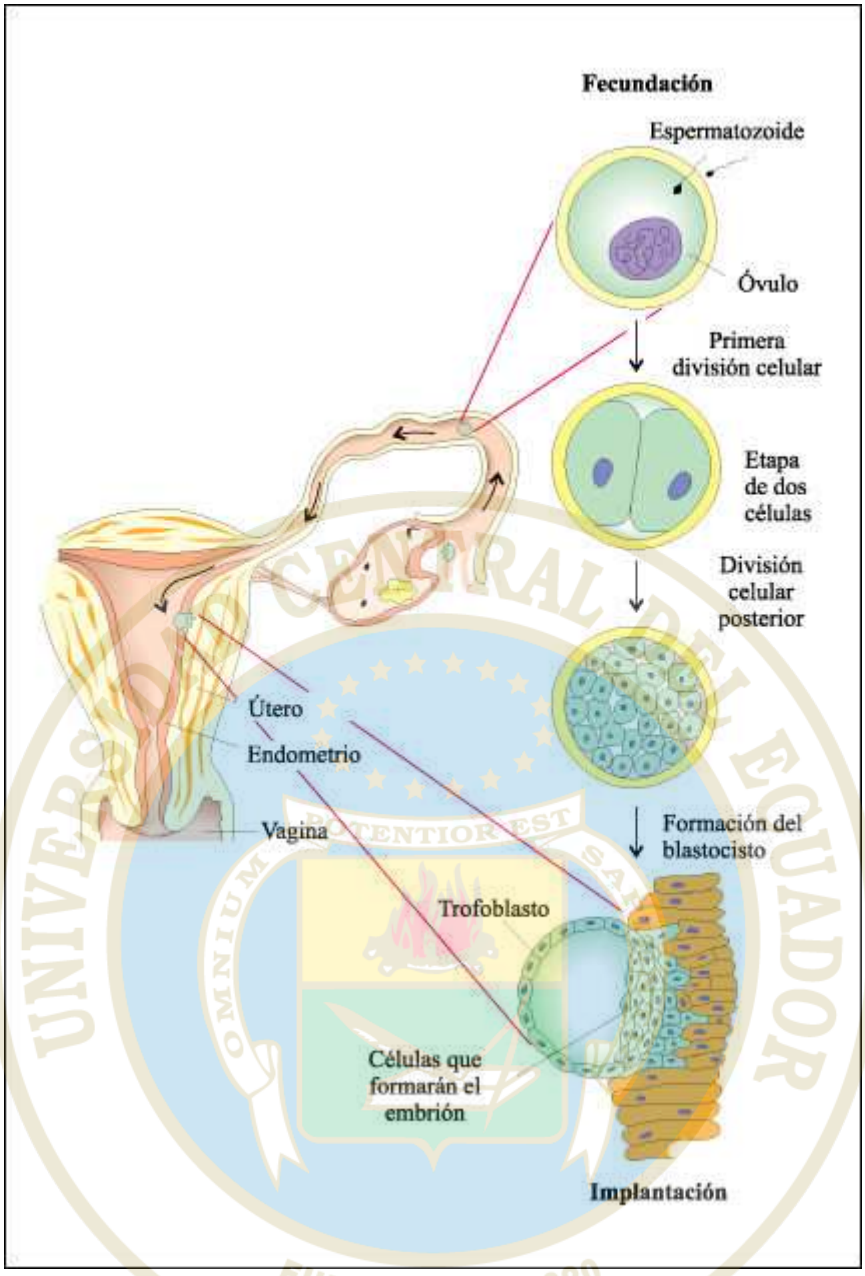
Por otra parte, cada sección del cuerpo tiene una conformación y estructura características. Sólo unos pocos procesos celulares, repetidos una y otra vez en diversas permutaciones y combinaciones, parecen ser responsables de la configuración de las distintas estructuras del cuerpo. Este proceso incluye: 1) incrementos o decrementos en las tasas de crecimiento y división celular, 2) cambios en la adhesión de las células a células vecinas; 3) deposición de materiales extracelulares y 4) cambios en la configuración celular producidos por extensión o contracción.

Desarrollo del embrión humano

La fecundación del ovocito por parte del espermatozoide ocurre habitualmente en el oviducto. Luego, el huevo o embrión desciende por el oviducto. Simultáneamente experimenta una serie de divisiones mitóticas que producen un rápido incremento en el número de células, aunque no en el volumen. Estas células, las blastómeras, se tornan cada vez más pequeñas con cada división de segmentación.

En las etapas tempranas, todas las células son del mismo tamaño, al igual que el erizo de mar, y son totipotenciales. Sin embargo, las células mantienen su totipotencialidad durante unas pocas divisiones.

En un principio, el embrión depende exclusivamente del control genético materno y su desarrollo es sostenido por las proteínas, RNA, mitocondrias y otros componentes celulares pertenecientes al ovocito. Esto ocurre hasta que se activa la transcripción en el genoma embrionario. Una vez que el embrión se encuentra en el estadio de mórula, puede ingresar en el útero.



Etapas del desarrollo embrionario humano desde la fecundación hasta la implantación en la pared del endometrio.

El diminuto embrión que ha alcanzado la etapa de blastocisto invade el endometrio. Una vez realizada la implantación, comienza a formarse la placenta.

Por un proceso de compactación se diferencian dos tipos de grupos celulares, uno de los cuales formará el trofoblasto. Las células trofoblásticas no son capaces de producir ninguna célula del embrión propiamente dicho, pero son necesarias para la implantación del embrión en la pared uterina. Las células descendientes de las células internas de la mórula generarán la masa celular interna, la cual dará origen al embrión. Así, la distinción entre blastómeras del trofoblasto y de la masa celular interna representa la primera diferenciación celular en el desarrollo de mamíferos.

La mórula adquiere luego una cavidad interna, el blastocele. La masa celular interna se posiciona sobre un lado del anillo de células trofoblásticas y esta estructura, el blastocisto, es bastante diferente de las examinadas hasta ahora. El

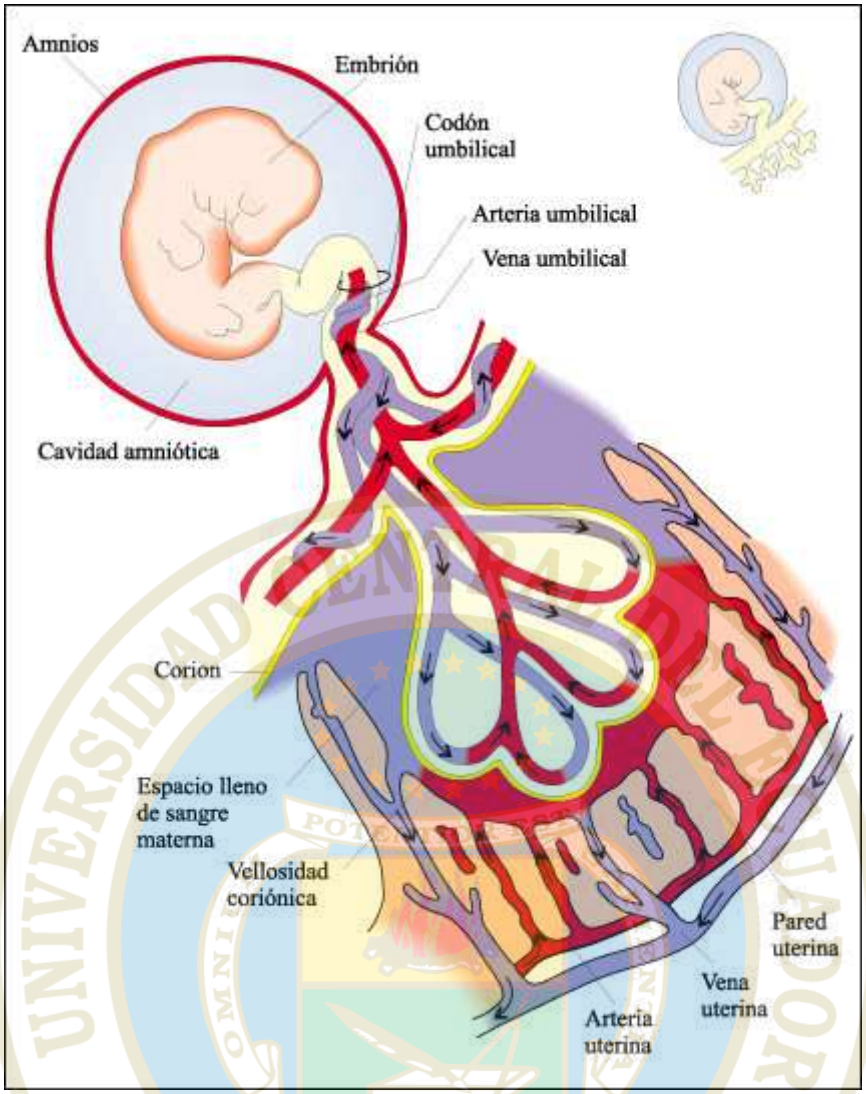
trofoblasto es el precursor del corion. Cuando el embrión alcanza el útero, sale a través de la zona pelúcida y así puede adherirse a la pared uterina, durante el día 6 del desarrollo. Alrededor de 2 o 3 días después que el embrión llega al útero, el trofoblasto hace contacto con el epitelio uterino. El embrión humano es endocrinológicamente activo antes de la implantación; produce estrógenos -que tienen un efecto local sobre el endometrio- y gonadotrofina coriónica humana (HCG), la cual estimula al cuerpo lúteo y éste, así, continúa la producción de estrógenos y progesterona. Esto impide la menstruación y protege, de esta manera al embarazo.

En la implantación el embrión penetra en los tejidos del endometrio y es rodeado por vasos sanguíneos rotos y por la sangre llena de nutrientes que escapa de ellos; en este momento, la sangre materna entra en contacto directo con el trofoblasto embrionario.

Al implantarse el embrión, comienzan a desarrollarse las membranas extraembrionarias que tienen interesantes similitudes y diferencias con las membranas presentes en el desarrollo de aves y reptiles. En primer lugar, el saco vitelino no tiene vitelo. Se forma la cavidad amniótica que forma la segunda membrana extraembrionaria, el amnios. Como en el pollo, la cavidad amniótica está llena con el líquido amniótico y así, el embrión se desarrolla en un medio acuoso. La tercera membrana es el corion, una combinación de células del trofoblasto y del mesodermo extraembrionario que crece a partir del propio embrión. El corion representa la porción embrionaria de la placenta y permite al feto tomar oxígeno y nutrientes de la madre. También es capaz de secretar hormonas que ayudan al útero materno a retener el embrión y de producir reguladores de la respuesta inmune que evitan el rechazo materno del embrión. Alrededor del decimocuarto día, comienzan a formarse la placenta madura.

En los seres humanos y otros mamíferos, la alantoides se origina el saco vitelino. En estos organismos, los desechos metabólicos son transportados en forma de urea y amoníaco al torrente sanguíneo materno a diferencia de lo que ocurre en el pollo, en el que son almacenados en forma de ácido úrico.

En los mamíferos, la implantación del embrión y el desarrollo de la placenta son requisitos esenciales para el desarrollo fisiológico normal del feto. Las vellosidades coriónicas otorgan una enorme superficie de intercambio. La placenta se forma como resultado de las interacciones de un tejido materno -el endometrio- con el corion extraembrionario, y está ricamente irrigada por ambos. Sin embargo, los sistemas circulatorios extraembrionarios y materno no están conectados de manera directa, de modo que las células sanguíneas de la madre y del embrión no se mezclan.



Vellosidades coriónicas.

Desde la placenta, se proyectan numerosas vellosidades coriónicas digitiformes al espacio de la sangre materna en la pared del útero. La sangre que llena estos espacios de la placenta procede de ramificaciones de la arteria uterina.

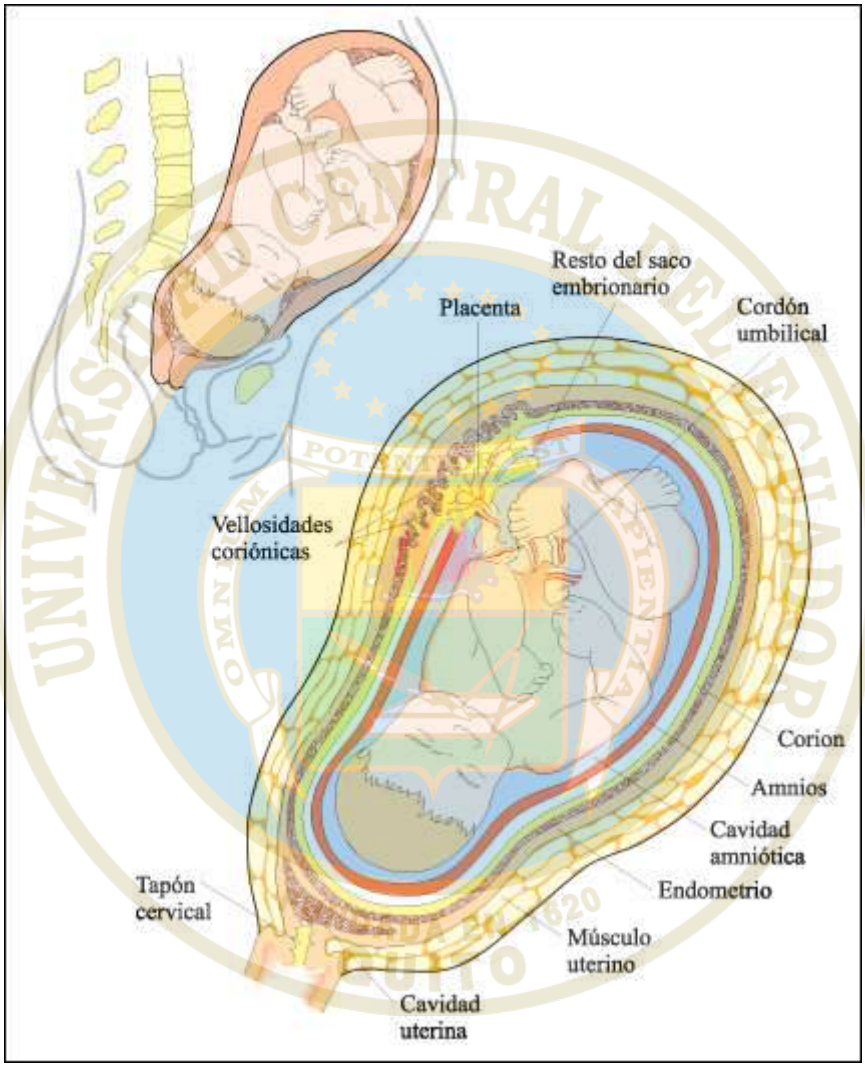
A través de la delgada barrera que separa la sangre materna de la fetal, ocurre intercambio de diversas sustancias: nutrientes solubles, oxígeno, agua y sales pasan a la vena umbilical desde la sangre de la madre, el dióxido de carbono y los desechos nitrogenados, llevados a la placenta por las arterias umbilicales, pasan a la sangre de la madre. Algunas sustancias tóxicas atraviesan fácilmente la placenta y también lo hacen algunas drogas. La permeabilidad de la placenta a diferentes sustancias depende del peso molecular de esas sustancias. Aunque la placenta teóricamente previene el pasaje de microorganismos desde la madre al feto, algunos patógenos pueden provocar en el feto enfermedades graves. Los virus atraviesan fácilmente la placenta y también pueden causar enfermedades severas en el feto o embrión. Así, la placenta es el órgano excretor del embrión, y es, asimismo, su superficie respiratoria y su fuente de nutrición.

Cuando el embrión humano tiene aproximadamente dos semanas, se forma una linea primitiva, seguida por el desarrollo de una placa neural y un surco neural, que se pliega formando el tubo neural. Aunque el embrión es aún muy pequeño, la

mayoría de los órganos principales han comenzado a formarse en estas semanas muy tempranas.
Hacia el final del segundo mes, el embrión, llamado ahora feto, tiene aspecto casi humano, aunque solamente pesa aproximadamente 1 gramo.

Hacia el final del tercer mes, todos los sistemas de órganos se han constituido.

Durante el segundo trimestre continúa el desarrollo de los sistemas de órganos, y durante el trimestre final hay un gran incremento en el tamaño y en el peso. El nacimiento ocurre, en promedio, 266 días después de la fecundación.



Un feto humano, poco antes del nacimiento, mostrando las membranas protectoras y los tejidos uterinos que las rodean.

El tapón cervical está compuesto principalmente de moco. Se desarrolla por influencia de la progesterona y sirve para mantener a las bacterias y otros agentes infecciosos fuera del útero. En el 95% de todos los nacimientos, el feto se encuentra con la cabeza hacia abajo.

El parto se divide en tres etapas: la dilatación, la expulsión y la etapa placentaria. La dilatación comienza con el inicio de contracciones del útero y finaliza con la dilatación completa o apertura del cuello del útero. En esta etapa habitualmente

ocurre la ruptura del saco amniótico (también llamado "bolsa") con la expulsión de fluidos.

La segunda etapa o etapa de expulsión comienza con la dilatación completo del cuello y la aparición de la cabeza del bebé en el cuello del útero. La tercera etapa, o etapa placentaria, comienza inmediatamente después del nacimiento del bebé. También implica contracciones del útero y la expulsión del fluido, de sangre y finalmente de placenta con el cordón umbilical unido. Esta etapa también es llamada posnacimiento.

El bebé emerge desde el encierro cálido y protector en el que había estado nutrido y pudo crecer durante 9 meses. El cordón umbilical -hasta ese momento su cuerda salvavidas- es cortado inmediatamente después del parto. El bebé llora con su primer aliento, comienza a respirar regularmente y, así, se inicia su existencia independiente.

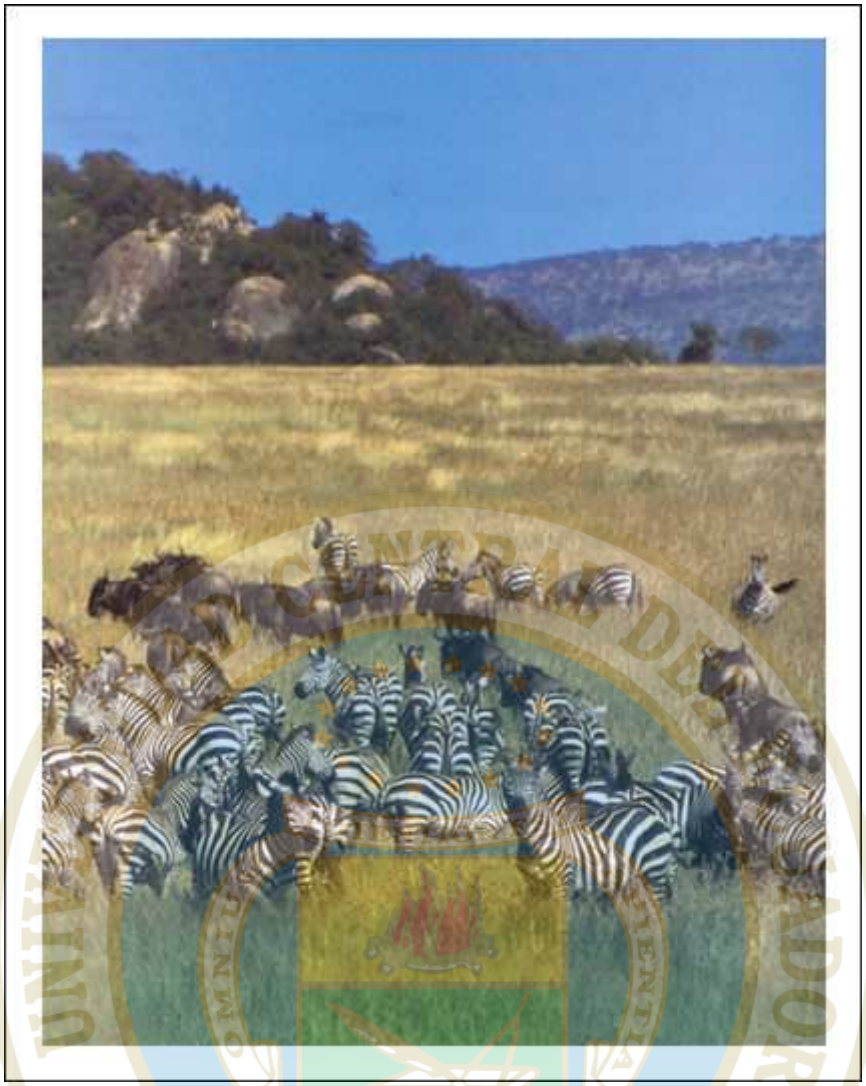
Epílogo

¿Cuándo comenzó esta vida humana particular? ¿Cuando el espermatozoide se encontró con el ovocito? ¿Cuando el embrión se transformó en un feto, visiblemente humano? ¿Cuando el bebé se hizo viable como una entidad independiente? En el pasado, estos temas se discutían entre filósofos y teólogos preocupados por la cuestión relativa al momento en que el alma entraba en el cuerpo. Estos temas han sido revividos en las controversias éticas y legales relacionadas con el aborto. Sin embargo, en un sentido evolutivo, ninguno de estos hechos marca el comienzo de la vida. La vida comenzó hace más de 3.000 millones de años y fue transmitida desde entonces de organismo a organismo, generación tras generación, hasta el presente, y se proyecta hacia el futuro, más allá de lo que la mente humana pueda avisorar. Cada nuevo organismo es, así, un participante temporal en el hilo continuo de la vida. Del mismo modo lo es cada espermatozoide, cada ovocito y de hecho -en cierto sentido- cada célula viva. Sin embargo, cada individuo es una mezcla única de herencia y experiencia que jamás podrá repetirse y que, por lo tanto, es irreemplazable. Pero, desde la perspectiva de la continuidad biológica, una vida humana no dura más que el pestañeo de un ojo.



Sección 8. Ecología

La ecología es el estudio de las interacciones que establecen los organismos unos con otros y con su ambiente físico. Como ciencia, intenta descubrir de qué manera los organismos afectan y son afectados por el ambiente biótico y abiótico y definir de qué manera estas interacciones determinan las clases y números de organismos que se encuentran en un determinado lugar y en un determinado momento.
La ecología es la más antigua y al mismo tiempo la más nueva de las subdivisiones principales de la biología. Es por lo menos tan antigua como la inquisidora mente humana -claramente, no es un tema que los primeros homínidos pudiesen ignorar despreocupadamente-. Sin embargo, como ciencia formal es joven, porque sólo recientemente los biólogos han sido capaces de idear la forma de analizar la multitud de variables que afectan a los organismos en su ambiente natural, de estudiarlas cuantitativamente y de construir modelos, establecer hipótesis y someter a prueba las predicciones que sugieran de esas hipótesis. Los grandes ecólogos de hace 40 años, los que establecieron los fundamentos de la ecología moderna, eran atentos observadores de la naturaleza; sus continuadores, observadores igualmente atentos cuando recolectan los datos requeridos para formular y comprobar hipótesis, también suelen ser excelentes en cálculo, en estadística y en preparar modelos para computadoras.
Existe una serie de factores -o variables- aque afectan el tamaño de las poblaciones. Analizaremos estas variables y su efecto sobre la dinámica poblacional en el capítulo 52.
Los individuos constituyen poblaciones. A su vez, las poblaciones constituyen comunidades, un nivel de organización mayor. Las poblaciones de distintas especies dentro de las comunidades muestran interacciones características. Analizaremos esas interacciones en el capítulo 53.
Además de las interacciones recíprocas entre las poblaciones de una comunidad, se producen numerosas interacciones entre las poblaciones y el ambiente abiótico. Los componentes bióticos (las comunidades) y abióticos forman sistemas a través de los cuales fluye la energía y circulan los materiales; se conocen como sistemas ecológicos o ecosistemas. Las interacciones entre las comunidades y su ambiente físico serán analizadas en el capítulo 54.
La parte de la Tierra en la que existe vida se denomina biosfera. Es sólo una delgada película de la superficie de este pequeño planeta. En el capítulo 55, examinaremos los patrones de vida característicos que se encuentran en las diferentes regiones de la biosfera.



El cuarto Blanco - Biblioteca Web

Capítulo 52. Dinámica de poblaciones: El número de organismos

La ecología es el estudio de las interacciones entre los organismos y de éstos con su ambiente físico. Los ecólogos intentan cuantificar las variables que afectan a los organismos en la naturaleza, construir hipótesis que expliquen la distribución y abundancia observadas de los organismos, y realizar y someter a prueba las predicciones basadas en sus hipótesis.

La población es una unidad primaria de estudio ecológico; es un grupo de organismos de la misma especie, interfértiles, que conviven en el mismo lugar y al mismo tiempo. Entre las nuevas propiedades que aparecen en el nivel de organización de población están los patrones de crecimiento y mortalidad de la población, la estructura etaria, la densidad y la distribución espacial.

Una compleja gama de factores ambientales, tanto bióticos como abióticos, desempeñan un papel en la regulación del tamaño de la población. Los factores que influyen en las tasas de natalidad o de mortalidad independientemente de la densidad de la población, son llamados independientes de la densidad; frecuentemente obedecen a perturbaciones ambientales importantes. Los factores que provocan cambios en las tasas de natalidad o de mortalidad, como los cambios en la densidad de la población, son llamados densodependientes; estos factores incluyen numerosos recursos que están disponibles en forma limitada.

Las poblaciones pueden ser caracterizadas por sus estrategias de reproducción, que son grupos de características coadaptadas que afectan la supervivencia reproductiva. Estas características generalmente están genéticamente determinadas y por ello, sujetas a la selección natural. Los extremos de las características alternativas incluyen: abundante progenie versus escasa progenie, progenie pequeña versus progenie grande, maduración rápida versus maduración lenta, poco o ningún cuidado parental versus cuidado parental intenso, y reproducción sexual en una sola ocasión versus reproducción sexual en muchas ocasiones. En una gran variedad de organismos las alternativas incluyen también reproducción asexual.

Propiedades de las poblaciones

Una población es un grupo de organismos de la misma especie que se cruzan entre sí y que conviven en el espacio y en el tiempo. El conocimiento de la dinámica de poblaciones es esencial para los estudios de las diversas interacciones entre los grupos de organismos y tiene, además, una importancia práctica enorme.

Entre las propiedades de las poblaciones, que no son propiedades de los individuos, se encuentran los patrones de crecimiento, de mortalidad, la estructura etaria (de edades), la densidad y la distribución espacial.

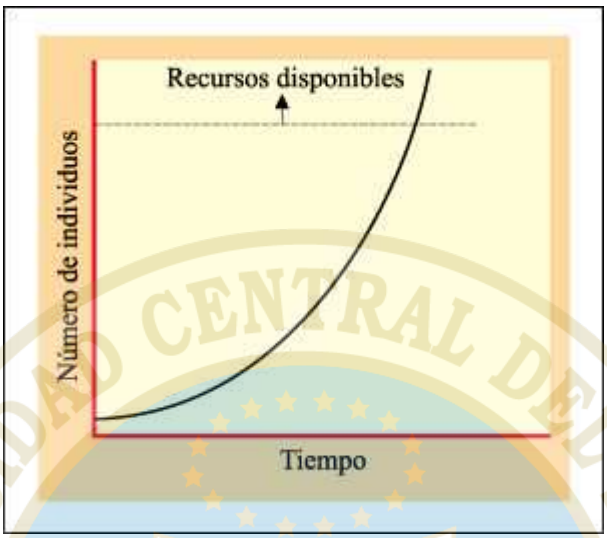
La tasa de crecimiento de una población es el incremento en el número de individuos en una unidad dada de tiempo por cada individuo presente.

En ausencia de inmigración neta (movimiento de otros individuos de la especie hacia la población desde cualquier otro sitio) o de emigración neta (la salida de individuos de la población), el incremento es igual a la tasa de natalidad menos la tasa de mortalidad. Así, la tasa de crecimiento puede ser igual a cero, positiva o negativa (como lo es actualmente para la población humana en algunos países). Esta propiedad de una población es llamada su tasa de crecimiento per cápita y se simboliza con la letra r.

El modelo más simple de crecimiento de una población cuyo número de individuos se incrementa a una tasa constante es conocido como crecimiento exponencial y se lo describe con la siguiente ecuación diferencial:

$$dN / dt = r * N$$

En esta ecuación, r es la tasa de crecimiento per cápita (que en ausencia de inmigración o emigración neta es igual a la tasa de natalidad menos la tasa de mortalidad), N es el número de individuos de la población en cualquier momento dado (t), y dN/dt es la tasa de crecimiento de la población (el cambio en el número de individuos a lo largo del tiempo). Un aspecto clave del crecimiento exponencial es que, aunque la tasa de crecimiento per cápita permanezca constante, la tasa de crecimiento se incrementa cuando el tamaño de la población se incrementa.



Curva de crecimiento exponencial.

Después de una fase de establecimiento inicial, la población se incrementa del mismo modo que una cuenta de ahorros con interés compuesto. Aunque la tasa de incremento per cápita permanece constante, la tasa de crecimiento de la población aumenta rápidamente a medida que se incrementa el número de individuos reproductores. El crecimiento exponencial es característico de poblaciones pequeñas con acceso a recursos abundantes.

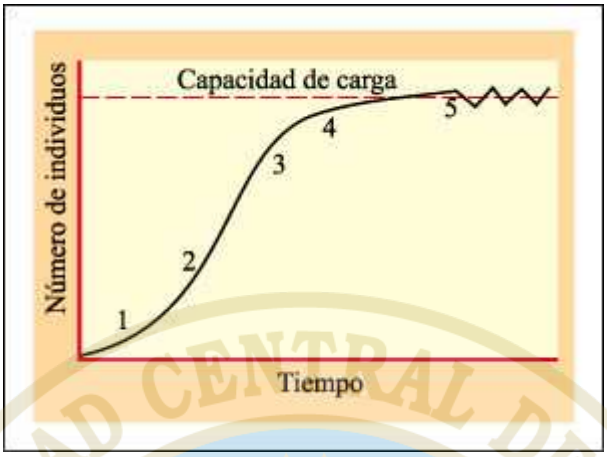
El crecimiento exponencial no puede continuar sin una caída en el tamaño de la población. El modelo logístico, que toma en cuenta la capacidad de carga, describe uno de los patrones de crecimiento de población más simples observados en la naturaleza. El crecimiento logístico es representado por la ecuación:

dtN = r * N * [(K - N) / K]

En esta ecuación, K representa la capacidad de carga. Para muchas poblaciones, el número de individuos no está determinado por el potencial reproductivo, sino por el ambiente. Un ambiente dado puede soportar sólo a un número limitado de individuos de una población determinada en cualquier conjunto específico de circunstancias. El tamaño de la población oscila alrededor de este número, que se conoce como la capacidad de carga del ambiente. Es el número promedio de individuos de la población que el ambiente puede sostener bajo un determinado conjunto de condiciones. Para las especies animales, la capacidad de carga puede estar determinada por la disponibilidad de alimento o por el acceso a sitios de refugio. Para las plantas, el factor determinante puede ser el acceso a la luz solar o la disponibilidad de agua.

El gráfico de la ecuación se asemeja, en principio, a la curva de crecimiento exponencial, elevándose lentamente cuando N es aún pequeño y luego

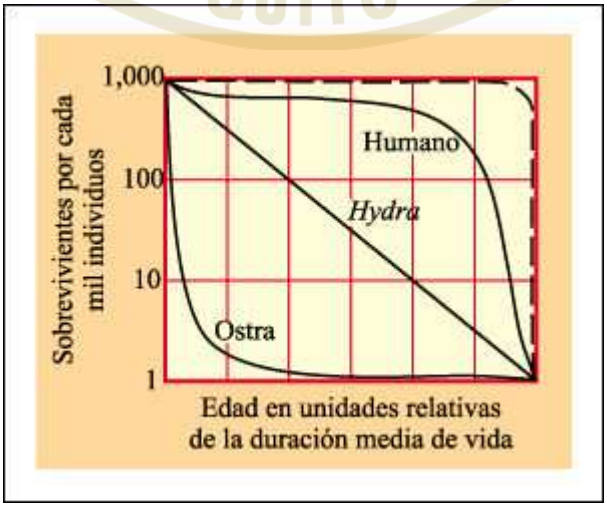
disparándose rápidamente a medida que N se incrementa. Sin embargo, a diferencia del crecimiento exponencial, el crecimiento logístico se hace gradualmente más lento a medida que la población se aproxima a la capacidad de carga y, finalmente, la población se estabiliza en o cerca de la capacidad de carga. El gráfico resultante es una curva en forma de S.



Curva de crecimiento logístico.

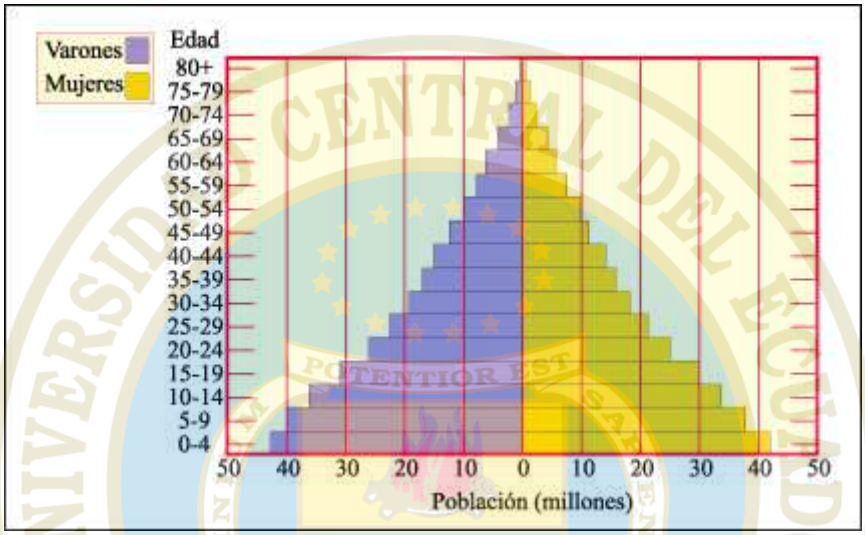
Uno de los patrones de crecimiento más simples observados en las poblaciones naturales se conoce como crecimiento logístico y se representa con una curva sigmoide, o en forma de S. Como ocurre con el crecimiento exponencial, hay una fase de establecimiento inicial en que el crecimiento de la población es relativamente lento (1), seguido de una fase de aceleración rápida (2). Luego, a medida que la población se aproxima a la capacidad de carga del ambiente, la tasa de crecimiento se hace más lenta (3 y 4) y finalmente se estabiliza (5), aunque puede haber fluctuaciones alrededor de la capacidad de carga. Otros patrones de crecimiento observados en las poblaciones naturales son considerablemente más complejos.

La población también tiene patrones de mortalidad característicos con un riesgo variable de muerte en diferentes edades. Una propiedad relacionada es la estructura etaria de la población, o sea, las proporciones de individuos de edades diferentes. La estructura de edades es un factor importante para predecir el crecimiento futuro de una población.



Curvas de supervivencia representativas.

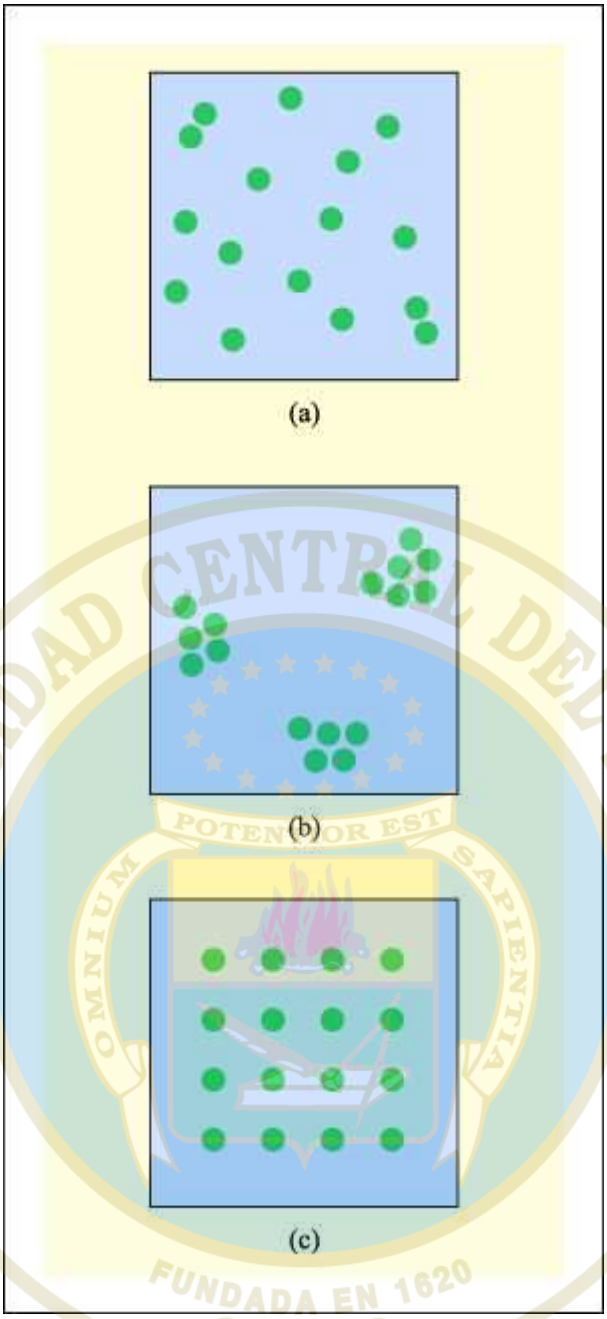
En la ostra, la mortalidad es extremadamente elevada durante la etapa larvaria de vida libre pero, una vez que el individuo se adhiere a un sustrato favorable, la expectativa de vida se nivela. Entre las Hydra, la tasa de mortalidad es la misma en todas las edades. La curva punteada en la parte superior del gráfico corresponde a una población hipotética en la cual todos los individuos de la especie viven durante un lapso promedio; en otras palabras, es una población en la cual todos los individuos mueren aproximadamente a la misma edad. El hecho de que la curva para los humanos se aproxime a esta curva hipotética indicaría que la población humana en conjunto está alcanzando alguna edad uniforme de mortalidad programada genéticamente.



Estructura de edades de la población humana de la India.

Esta forma piramidal es característica de las naciones en desarrollo, donde la mitad de la población tiene menos de 20 años. En ausencia de emigración, la población puede permanecer con el mismo tamaño si las tasas de mortalidad son tan elevadas como las tasas de natalidad. Incluso si los miembros de la generación actual de la India limitaran el tamaño de sus familias a uno o dos hijos por pareja (lo que significa reducir la tasa actual de natalidad a la mitad) el crecimiento de la población no se nivelaría hasta aproximadamente el año 2040, y lo haría a un nivel muy por encima de los mil millones de habitantes.

En toda población hay otras dos propiedades interrelacionadas: su densidad y su patrón de distribución espacial. La densidad es el número de individuos por unidad de área o de volumen, mientras que el patrón de distribución espacial describe la ubicación espacial de los organismos.



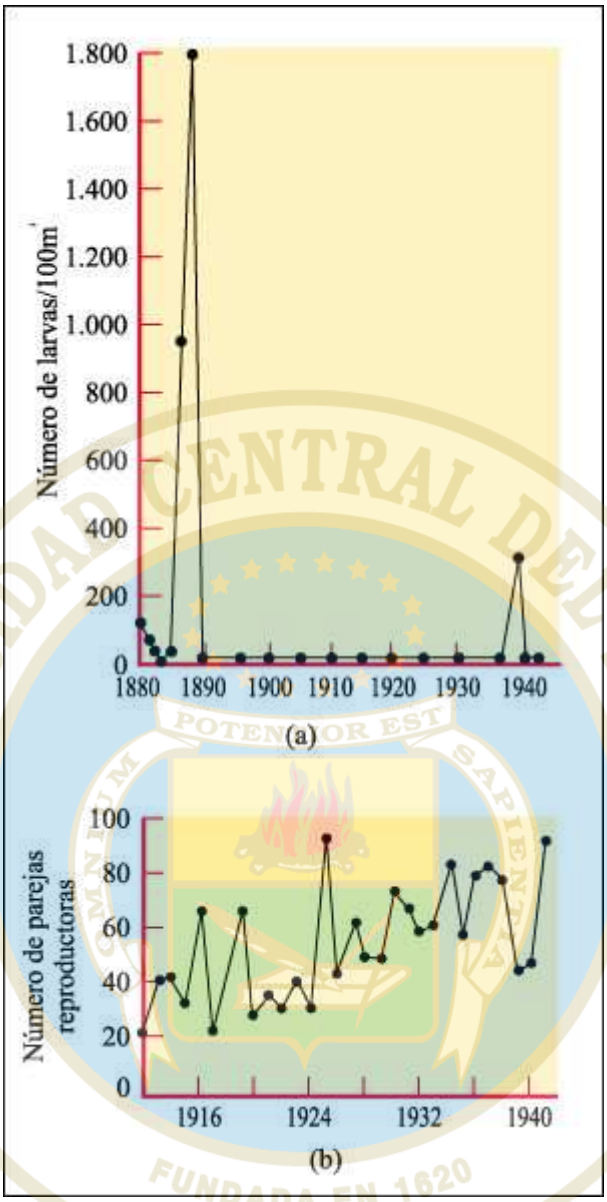
Los tres patrones básicos de distribución espacial observados en las poblaciones naturales son a) al azar, b) agrupado y c) regular.

Los círculos pueden representar individuos de la misma especie, poblaciones de la misma especie o poblaciones de especies diferentes. La determinación de los patrones de distribución requiere una observación cuidadosa y el trazado de mapas precisos, repetidos en diversas áreas y en momentos diferentes.

La regulación del tamaño de la población

Aunque a menudo es difícil comprender por qué ocurren fluctuaciones en el tamaño de las poblaciones, este conocimiento puede ser de gran importancia, porque las fluctuaciones de las poblaciones de una especie pueden tener efectos profundos,

para bien o para mal, sobre las poblaciones de otras especies, incluyendo a la especie humana.

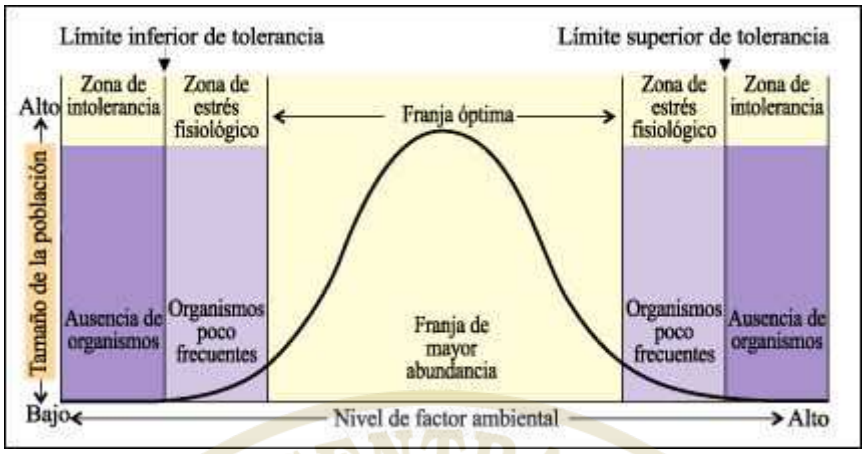


Dos ejemplos de fluctuaciones, a veces extremas, en el tamaño y en la densidad de una población.

a) Densidad de la población de pupas de la polilla esfinge del pino (Dendrolimus pini) registrada durante un período de 60 años en un bosque de coníferas de Alemania. b) Variaciones durante un período de 30 años en el tamaño de la población reproductiva del carbonero común (Parus major), un ave europea del mismo género que los carboneros y herrerillos de América del Norte, observados en una localidad de Holanda.

Entre las influencias que afectan el tamaño y la densidad de una población hay factores limitantes específicos, que difieren en poblaciones diferentes. De importancia crítica es la gama de tolerancia que muestran los organismos hacia factores tales como la luz, la temperatura, el agua disponible, la salinidad, el espacio para la nidificación y la escasez (o exceso) de los nutrientes necesarios. Si cualquier requerimiento esencial es escaso, o cualquier característica del ambiente

es demasiado extrema, no es posible que la población crezca, aunque todas las otras necesidades estén satisfechas.



Principio de los factores limitantes.

Cada especie tiene una curva característica de variación del tamaño poblacional para cada factor limitante de su ambiente. En las zonas de intolerancia los individuos no pueden sobrevivir. En las zonas de estrés fisiológico, algunos individuos son capaces de sobrevivir, pero la población no puede crecer. En la franja óptima, la población puede prosperar.

Los ecólogos dividen frecuentemente a los factores que influyen en el crecimiento de una población en factores dependientes e independientes de la densidad. Los factores que provocan cambios en la tasa de natalidad o en la tasa de mortalidad a medida que cambia la densidad de población, se llaman densodependientes.

Muchos factores operan sobre las poblaciones de manera dependiente de la densidad. A medida que la población aumenta, puede agotar sus reservas de alimento, lo que lleva a un incremento de la competencia entre los miembros de la población. Esto finalmente conduce a una tasa de mortalidad más alta o a una tasa de natalidad más baja. Los predadores pueden ser atraídos hacia áreas en las cuales la densidad de las presas sea elevada, capturando así una mayor proporción de la población. Del mismo modo, las enfermedades pueden difundirse más fácilmente cuando la densidad de la población es alta.

Las perturbaciones ambientales actúan frecuentemente como factores independientes de la densidad.

Algunas poblaciones experimentan ciclos regulares de aumento y declinación, fenómenos que todavía hoy son poco comprendidos.

Estrategias de vida

Dentro de las llamadas estrategias de vida de las poblaciones, las propiedades más interesantes y variables están en las estrategias de reproducción, que son grupos de características coadaptadas que afectan la supervivencia y la reproducción. Algunos autores utilizan el término historias de vida para denominar a estas estrategias. ¿En qué condiciones, por ejemplo, favorecerá la selección natural a un organismo que produce 2 millones de descendientes microscópicos en una sola

camada, como ocurre con una ostra, en oposición a un organismo que tiene una sola cría grande, como un elefante?

Como resultado ciertos estudios, los biólogos se han percatado de que las estrategias de reproducción varían de un individuo a otro dentro de una población y también de una población a otra entre organismos emparentados. En otras palabras, los patrones comprenden variaciones determinadas genéticamente y sometidas a la selección natural.

A lo largo de su vida, los organismos enfrentan un compromiso entre la cantidad de tiempo y la energía que asignan a distintas actividades. Es decir, un aumento en la asignación a una actividad (por ejemplo búsqueda de alimento) implica una reducción en el tiempo y energía disponibles para otras actividades (por ejemplo, el cuidado de crías). Un determinado balance en la distribución de energía entre diferentes funciones resulta en una determinada estrategia adaptativa de un organismo, y las condiciones ambientales en las que va ser competitivamente exitoso.

Las estrategias reproductivas alternativas han recibido diversos nombres. Se las llamó pródigas y prudentes, señalando que a pesar de los aparentes juicios de valor de estos vocablos, pródigo, puede ser exitoso en ciertas circunstancias en que prudente no lo es. También se ha definido pródigo como oportunista y prudente como de equilibrio. Hablando en general, la estrategia pródiga u oportunista parecería resultar más adaptativa, por ejemplo, para especies de malezas, colonizadoras de campos abiertos, mientras que la estrategia prudente o de equilibrio parecería más adaptativa para una población en su capacidad de carga. Por esta razón, Robert MacArthur y E.O. Wilson propusieron que las estrategias pueden ser clasificadas como selección r o selección K. Sin embargo, esta propuesta ha sido considerada como una simplificación excesiva. Muchas especies tienen claramente características de selección r así como de selección K. Por ejemplo, algunas especies de estrellas de mar que aparecen en la zona intermareas tienen vidas largas (una característica de selección K) y producen numerosos huevos (una característica de selección r). Otras especies exhiben estrategias de selección r en algunos momentos de su ciclo vital y estrategias de selección K en otros momentos.

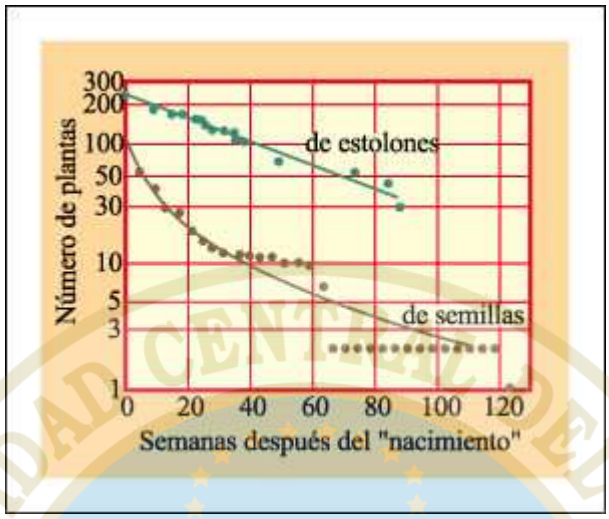
Características de estrategias reproductivas alternativas

Pródiga (selección-r)	Prudente (selección-k)
Muchas crías	Pocas crías
Crías pqueñas	Crías grandes
Maduración rápida	Maduración lenta
Poco o ningún cuidado parental	Cuidado parental intenso
Reproducción una sola vez («Big Bang »)	Reproducción muchas veces

El fenotipo de los organismos varía en cierta medida frente a cambios en el ambiente. Esta capacidad de respuesta, que es también susceptible a la selección natural, se denomina plasticidad fenotípica.

Una población que se reproduce asexualmente puede incrementar su número mucho más rápidamente que una población que tiene reproducción sexual. La

reproducción asexual tiene otras ventajas adicionales. Por ejemplo, muchas plantas se reproducen por medio de estolones y, al hacerlo, son capaces de crecer hasta cubrir un área muy grande. Todas las plantas producidas representan un solo genotipo. Una nueva planta que se desarrolla de esta manera tiene un aporte continuo de recursos procedente de la planta madre y, de este modo, una probabilidad mucho mayor de sobrevivir.



Curvas de supervivencia de poblaciones de Ranunculus repens, una especie de ranúnculo.

De 100 plantas que comenzaron de semillas (curva inferior), sólo dos (2%) estaban aún vivas 20 meses después. De las 225 plantas que se originaron de estolones, 30 (más del 15%) se encontraban aún vivas después de 20 meses (curva superior). Estas plantas reciben apoyo de la planta materna durante el crecimiento temprano.

Los organismos oportunistas que explotan rápidamente un ambiente y luego emigran, parecerían llevar existencias riesgosas como individuos y como especies. Sin embargo, las poblaciones de estos organismos se caracterizan por poseer una notable capacidad de recuperación, porque pueden reconstruir rápidamente una población a partir de unos pocos individuos. Por el contrario, las poblaciones compuestas por individuos de vida larga y de maduración lenta, que parecerían tener una alta probabilidad de supervivencia a largo plazo, son muy lentas para recuperarse cuando se reduce su tamaño.

El cuarto Blanco - Biblioteca Web

Capítulo 53. Interacciones en las comunidades

Las poblaciones viven como parte de una comunidad -un conjunto de organismos distintos que habitan un ambiente común y que están en interacción recíproca-. Se

reconocen tres tipos principales de interacción específica en las comunidades: la competencia, la predación y la simbiosis.

Cuanto más semejantes sean los organismos en sus requisitos y estilos de vida, más probable es que la competencia entre ellos sea intensa. Como resultado de la competencia, la aptitud total de los individuos que interactúan puede verse reducida. La importancia relativa de la competencia sobre la composición y la estructura de la comunidad es actualmente una cuestión de debate entre los ecólogos, al igual que los métodos utilizados para estudiar la competencia y otros aspectos de la ecología de la comunidad.

La predación es la alimentación con organismos vivos; tiene una fuerte influencia sobre la evolución de las poblaciones, tanto de predadores como de presas. Las interacciones predador-presa también influyen sobre la dinámica de la población y pueden aumentar la diversidad de las especies reduciendo la competencia entre las presas .

La simbiosis es una asociación íntima y a largo plazo entre organismos de especies diferentes. Puede ser beneficiosa para una especie e indistinta para la otra (comensalismo), beneficiosa para una y perjudicial para la otra (parasitismo), o beneficiosa para ambas especies (mutualismo).

Quedan por responder dos preguntas importantes en lo que hace a la composición de la comunidad y a su estructura: ¿Qué determina el número de especies en una comunidad?, ¿qué factores sustentan los cambios en la composición de la comunidad con el transcurso del tiempo? Dado su tamaño y su aislamiento relativo, las islas pequeñas suelen ser excelentes laboratorios naturales para el estudio de los procesos evolutivos y ecológicos. De acuerdo con la hipótesis de la biogeografía de islas, el número de especies en las islas alcanza un equilibrio determinado por el equilibrio entre la inmigración y la extinción.

De acuerdo con la hipótesis de la perturbación intermedia, la mayor diversidad de especies es hallada en comunidades como las selvas lluviosas tropicales y los arrecifes de coral, sometidas a perturbaciones ambientales a una frecuencia intermedia. Las comunidades en las cuales las perturbaciones son infrecuentes o muy frecuentes, generalmente tienen una diversidad de especies más baja.

Después de las perturbaciones ambientales, las comunidades se recolonizan por la dispersión de formas inmaduras que provienen de comunidades vecinas. Si transcurre suficiente tiempo antes de la siguiente perturbación importante, una comunidad pasa generalmente a través de un proceso de sucesión ecológica en el que los primeros colonizadores son reemplazados por otras especies, que a su vez pueden ser reemplazadas por otras más.

La evidencia actual indica que las comunidades, al igual que las poblaciones de las cuales están compuestas, son dinámicas, y cambian continuamente a medida que cambian las condiciones.

Competencia

La competencia es la interacción entre individuos de la misma especie (competencia intraespecífica) o de especies diferentes (competencia interespecífica) que utilizan el mismo recurso; éste suele estar en cantidad limitada. Como resultado de la competencia, el éxito biológico -o sea, el éxito en la reproducción- de los individuos que interactúan puede verse reducido. Entre los muchos recursos por los cuales los

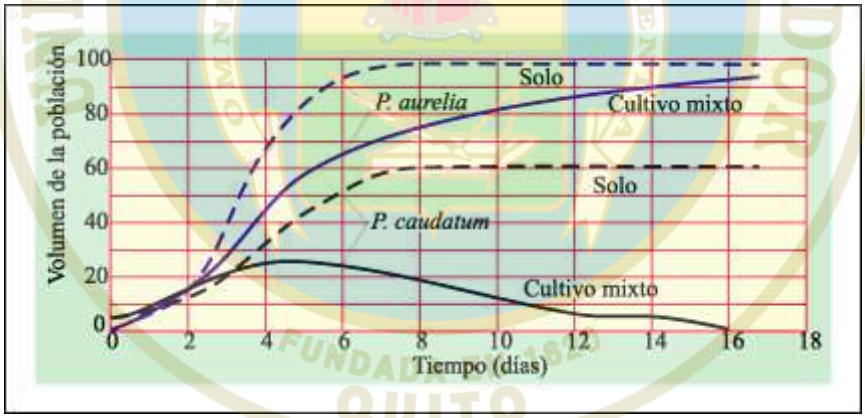
organismos pueden competir se encuentran el alimento, el agua, la luz, el espacio vital, los sitios de nidificación o las madrigueras. La competencia puede ser por interferencia o por explotación.

Durante muchos años, la competencia ha sido invocada como una fuerza primordial en la determinación de la composición y estructura de las comunidades -o sea, el número y tipo de especies presentes y su distribución espacial y temporal dentro de la comunidad-. Sin embargo, recientemente diversos ecólogos han cuestionado la importancia de la competencia sobre la composición y la estructura de la comunidad. El debate -a veces cáustico- que se generó, concierne no sólo al papel de la competencia sino a los métodos que deben usarse para someter a prueba las hipótesis ecológicas.

Los investigadores que echaron las bases de la ecología moderna fueron atentos observadores de la naturaleza. Muchos de estos ecólogos creían, como tantos de sus continuadores, que la observación cuidadosa de los patrones naturales de distribución y abundancia de los organismos puede -sin manipulación experimental- producir los datos requeridos para someter a prueba las hipótesis sobre el papel que desempeñan la competencia y otras fuerzas para conformar la estructura de la comunidad. Para estos ecólogos, los patrones son los que hablan por sí mismos.

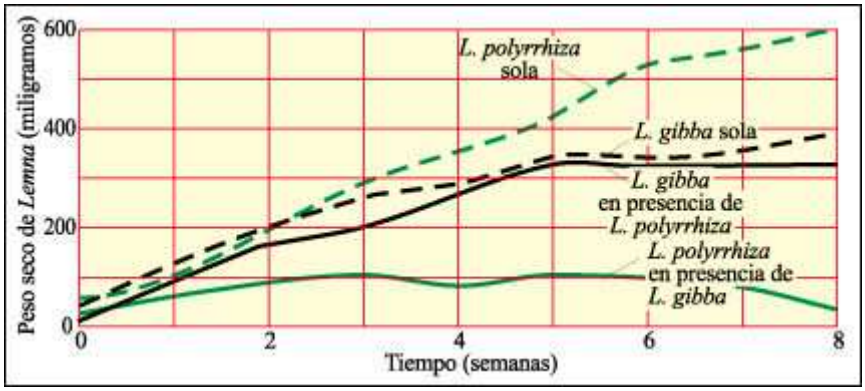
Otros ecólogos sostienen que los análisis experimentales en los cuales sólo se manipula una variable por vez son los únicos medios confiables para identificar los procesos que están ocurriendo realmente en la naturaleza.

En 1934, el biólogo ruso G. F. Gause formuló lo que se conoció como el principio de la exclusión competitiva.



Experimentos de Gause con dos especies de Paramecium .

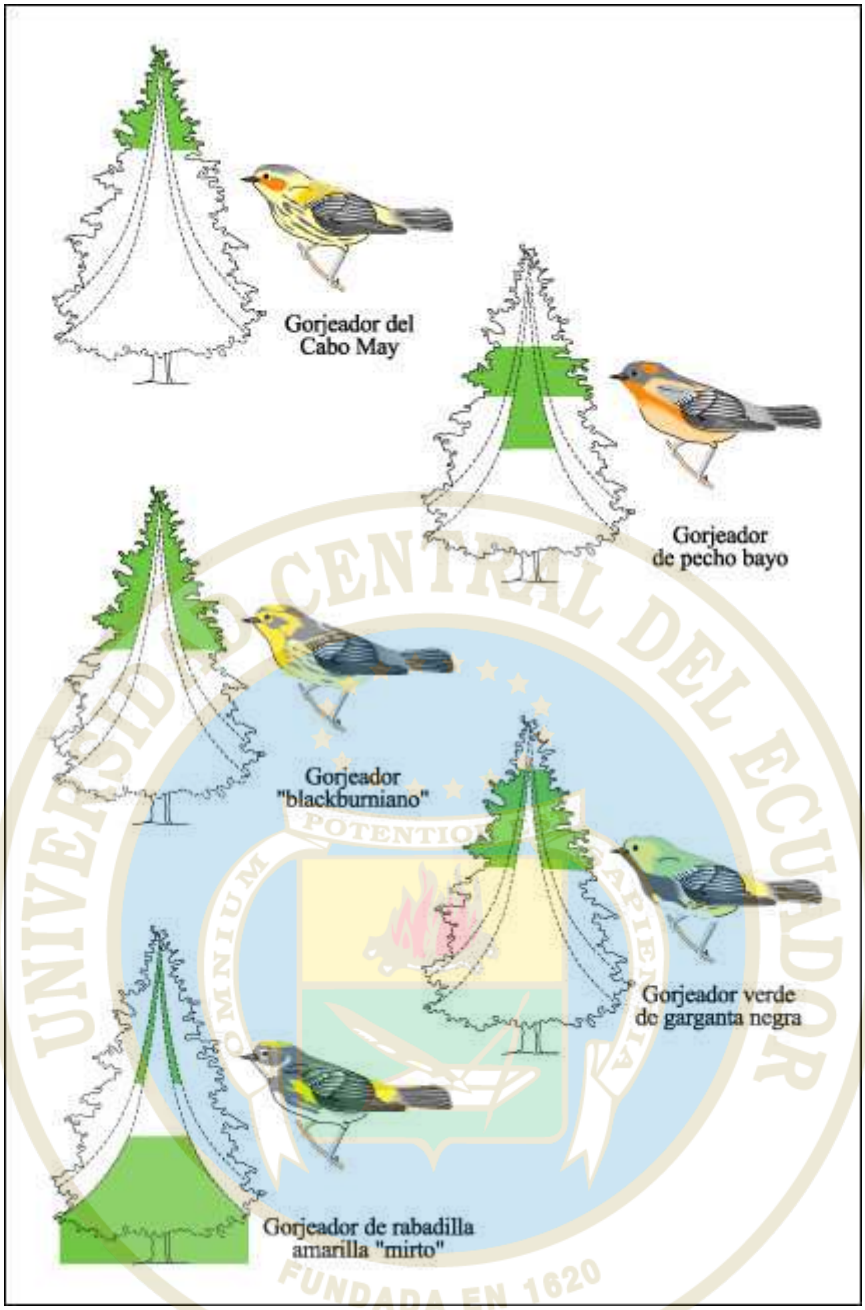
Los resultados de los experimentos de Gause con dos especies de Paramecium demostraron el principio de que si dos especies se encuentran en competencia directa por el mismo recurso limitado -en este caso alimento- una elimina a la otra. Paramecium caudatum y Paramecium aurelia fueron cultivados primero separadamente en condiciones controladas y con un constante suministro de alimento. Como puede verse, P. aurelia creció mucho más rápidamente que P. caudatum, indicando que P. aurelia utiliza los suministros de alimentos disponibles de un modo más eficiente. Cuando los dos protistas fueron cultivados juntos, la especie que crecía más rápidamente superó en números y eliminó a la especie que crecía más lentamente.



Un experimento con dos especies de lentejas de agua, diminutas angiospermas que se encuentran en estanques y lagos.

Una especie, Lemna polyrrhiza crece más rápidamente en un cultivo puro que la otra especie, Lemna gibba. Cuando son cultivadas juntas, Lemna gibba, que tiene diminutos sacos aéreos que la hacen flotar en la superficie, cubre a la otra especie y triunfa en la competencia por la luz.

El principio de exclusión competitiva de Gause nos llevaría a pensar que sólo podrían hallarse especies disímiles coexistiendo en las comunidades naturales. Pero, en realidad, es frecuente encontrar especies ecológicamente similares que viven juntas en la misma comunidad. Esta observación planteó la cuestión del grado de similitud que debe existir entre dos o más especies para que puedan continuar coexistiendo en el mismo lugar y al mismo tiempo. Esto llevó, a su vez, al concepto de nicho ecológico. Los análisis de situaciones en las cuales coexisten especies similares han demostrado que los recursos frecuentemente están subdivididos, o son distribuidos, por las especies coexistentes.

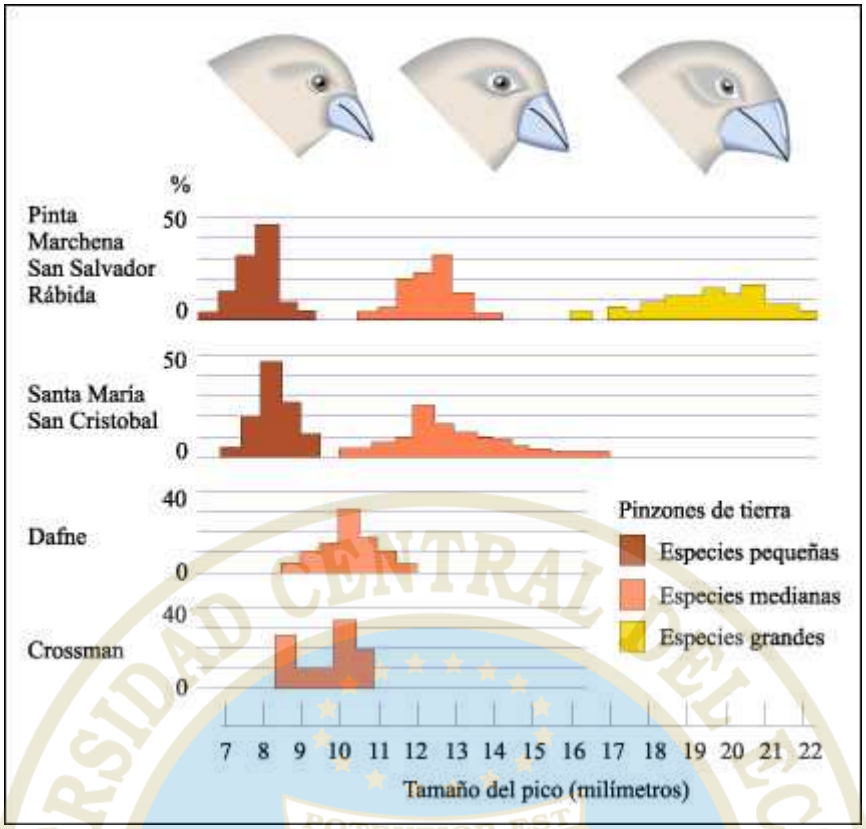


Las zonas de alimentación de cinco especies de gorjeadores norteamericanos en un abeto.

Las áreas coloreadas en el árbol indican en qué lugar cada especie pasa, al menos, la mitad de su tiempo de alimentación. Esta distribución de recursos permite que las cinco especies se alimenten en los mismos árboles.

El solapamiento de nichos describe la situación en la cual los miembros de más de una especie utilizan el mismo recurso escaso. En las comunidades en las cuales ocurre solapamiento en nichos, la selección natural puede dar como resultado un aumento de las diferencias entre las especies que compiten, un fenómeno conocido como desplazamiento de caracteres.

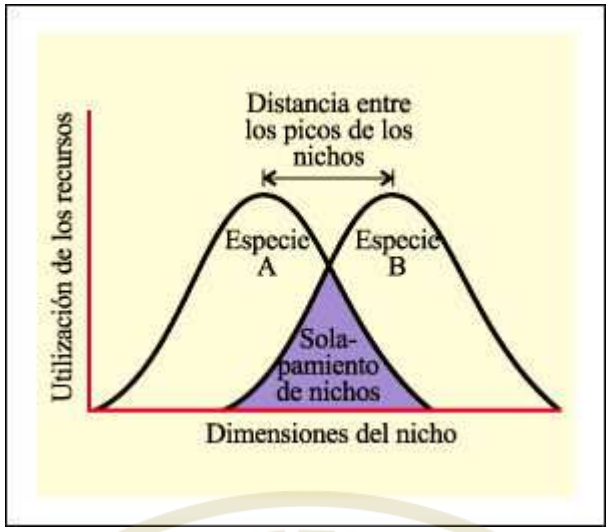
Uno de los ejemplos de desplazamiento de caracteres citado con más frecuencia es el del pico de los pinzones de Darwin



Tamaños de los picos en tres especies de pinzones terrestres de las Islas Galápagos.

Las medidas de los picos se muestran horizontalmente y el porcentaje de especímenes de cada especie se muestra verticalmente. Dafne y Crossman, que son islas muy pequeñas, tienen sólo una especie de pinzones terrestres cada una. Estas especies tienen tamaños de picos intermedios entre los pinzones medianos y los pinzones pequeños de las islas más grandes.

Los ecólogos han interpretado estos datos de dos maneras diferentes. Algunos sostienen que las diferencias observadas en el tamaño del pico son resultado de las presiones selectivas ejercidas por la competencia interespecífica. De acuerdo con esta interpretación, la competencia entre los organismos cuyos nichos ecológicos se solapan causa una selección contra los individuos cuyas características se superponen, llevando a la divergencia observada entre las especies.

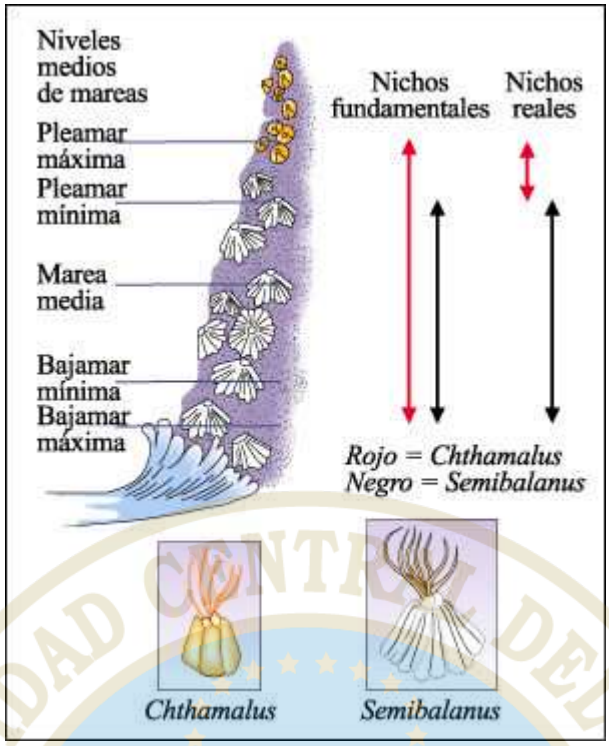


Dimensión de un nicho ecológico.

Las dos curvas con forma de campana representan la utilización de recursos por dos especies en una comunidad. La dimensión del nicho podría representar espacio vital como en el caso del musgo Sphagnum ; espacio de alimentación, como en el caso de los gorjeadores; tamaño de las semillas comidas, como en el caso de los pinzones de las Galápagos, etc. La competencia es potencialmente más intensa en las áreas de solapamiento de nichos que lleva a la restricción de una o ambas especies en el espacio vital, el espacio para alimentación o el tamaño de las semillas ingeridas, etc. Se formula la hipótesis de que esta competencia da como resultado una selección contra los individuos con características que se solapan llevando a la divergencia en los nichos de las dos especies.

Otros ecólogos, en cambio, señalan que es imposible determinar si los distintos tamaños de pico son el resultado de interacciones competitivas que ocurrieron en épocas en que las diferentes especies coexistían en las mismas islas, o si son el resultado de adaptaciones a las condiciones locales de épocas en que las especies se encontraban aisladas unas de otras en islas diferentes. Algunos ecólogos creen que la única evidencia indiscutible del desplazamiento de caracteres consistiría en demostrar que las especies en cuestión están divergiendo actualmente en las áreas donde se las encuentra juntas. Ambos grupos de ecólogos coinciden, sin embargo, en que cualquiera sea la causa evolutiva, las diferencias en el tamaño y la configuración del pico capacitan a las diferentes especies de pinzones para explotar diferentes fuentes de alimento y por consiguiente, para coexistir.

Prácticamente, todos los ecólogos coinciden en que la competencia ocurre realmente en la naturaleza con una intensidad que varía de acuerdo con la especie implicada, el tamaño de las poblaciones que interactúan y la abundancia o escasez de los recursos. Aunque el análisis de los patrones de distribución espacial y de recursos pueden dar idea de la existencia y la importancia de la competencia en una situación determinada, se necesitan experimentos que produzcan cambios en la composición de la comunidad para demostrar que realmente hay competencia.



Competencia interespecífica entre Semibalanus y Chthamalus.

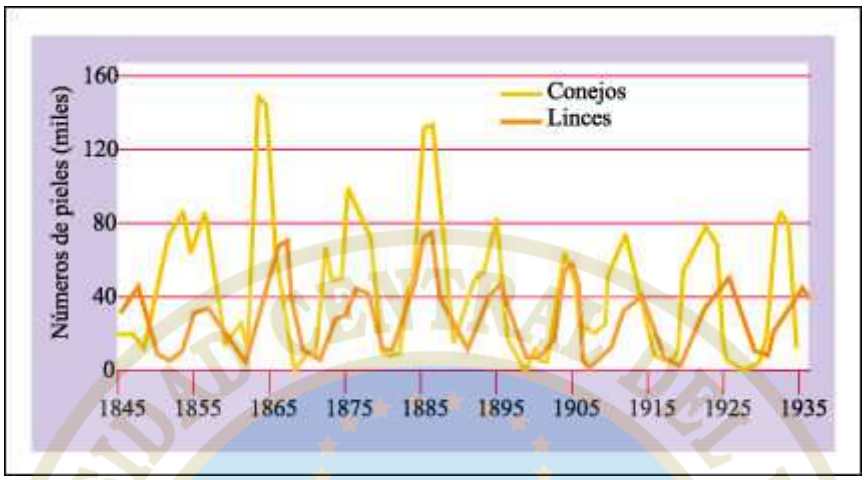
Las larvas de ambas especies se establecen en una amplia área pero los adultos viven en áreas precisamente restringidas. Los límites superiores del área de Semibalanus están determinados por factores físicos tales como la desecación. Los percebes Chthamalus, sin embargo, no viven en el área de Semibalanus, no por razones físicas (probablemente porque el área físicamente es menos limitante), sino por causa de los percebes Semibalanus. El Semibalanus crece más rápido y dondequiera que se encuentre con Chthamalus dentro de su propia área, o lo despega de las rocas, o crece por encima de él. Este estudio y otros análogos han generado los conceptos de nicho fundamental y nicho real. El nicho fundamental describe los límites fisiológicos de tolerancia del organismo; es el nicho ocupado por un organismo en ausencia de interacciones con otros organismos. El nicho real es aquella porción del nicho fundamental realmente ocupada; está determinada no sólo por los factores físicos sino también por las interacciones con otros organismos.

La mayoría de los estudios de competencia han puesto de relieve las adaptaciones y distribuciones de recursos que posibilitan la coexistencia de especies similares dentro de una comunidad. Sin embargo, ésta es una opinión sesgada, dado que es difícil estudiar las interacciones entre las especies después que uno de los protagonistas ha emigrado. Así como la competencia dentro de las especies lleva a la eliminación de la gran mayoría de los individuos, la competencia entre las especies puede llevar a la eliminación de una especie de la comunidad.

Predación

La predación es la ingestión de organismos vivos, incluyendo plantas por animales, animales por animales. También se considera como predación la digestión de pequeños animales por plantas carnívoras o por hongos. Los predadores utilizan una variedad de "tácticas" para obtener su alimento.

Estas tácticas están bajo intensa presión selectiva y es probable que aquellos individuos que obtienen el alimento más eficientemente, dejen la mayor cantidad de descendencia. Mirándolo del lado de la presa potencial, es probable que aquellos individuos que tienen más éxito en evitar la predación dejen la mayor cantidad de descendencia. Así, la predación afecta a la evolución tanto del predador como de la presa. También afecta al número de organismos de una población y a la diversidad de especies dentro de una comunidad.



El ejemplo del lince y del "conejo" de la nieve (en realidad, una liebre).

El lince alcanza un pico de población cada 9 ó 10 años y estos picos son seguidos en cada caso por varios años de marcada disminución. Los "conejos" de la nieve, siguen un ciclo similar, con un pico de abundancia que generalmente precede al del lince en uno o más años.

El tamaño de una población de predadores frecuentemente está limitado por la disponibilidad de presas. Sin embargo, la predación no es necesariamente el factor principal en la regulación del tamaño de la población de organismos presa, que puede verse más influenciada por su propio suministro de alimentos.

Simbiosis

La simbiosis es una asociación íntima y a largo plazo entre organismos de dos especies diferentes. Las relaciones simbióticas prolongadas pueden dar como resultado cambios evolutivos profundos en los organismos que intervienen, como en el caso de los líquenes, una de las simbiosis más antiguas y ecológicamente más exitosas.

Se considera generalmente que existen tres tipos de relaciones simbióticas: el parasitismo, el mutualismo y el comensalismo.



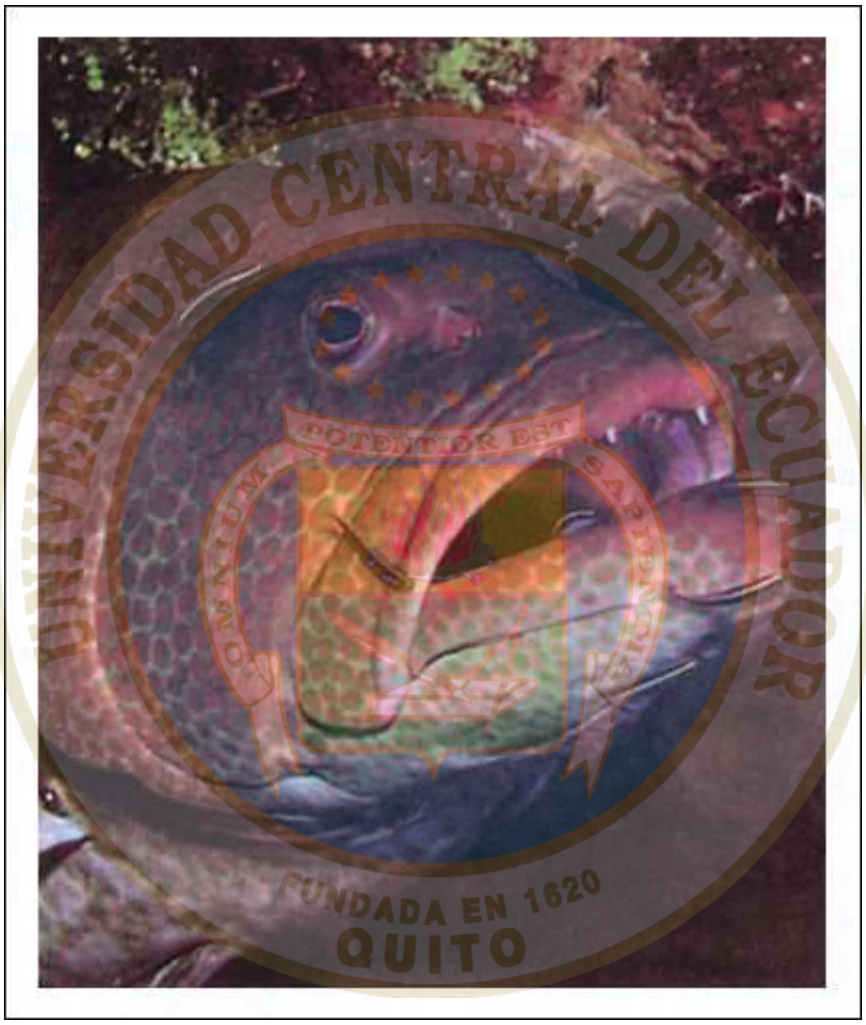
Algunos ejemplos de mutualismo: Anémonas de mar en la parte posterior de una concha de caracol, ocupada por un cangrejo ermitaño.

Las anémonas protegen al cangrejo y a su vez obtienen movilidad -y así una gama de alimentación más amplia- por su asociación con el cangrejo. Los cangrejos ermitaños, que periódicamente se mudan a conchas nuevas más grandes, logran que las anémonas se muden con ellos.



Pulgones succionando savia.

Los pulgones succionan savia del floema, removiendo ciertos aminoácidos, azúcares y otros nutrientes, y excretando el resto como una melaza, o azúcar de "lerp". Esta melaza, en Australia, es cosechada como alimento por los aborígenes. Algunas especies de áfidos han sido "domesticadas" por algunas especies de hormigas. Estos áfidos no excretan su melaza al azar, sino sólo en respuesta a movimientos de las antenas y las patas delanteras de las hormigas. Los pulgones que intervienen en esta asociación simbiótica han perdido sus defensas naturales, incluyendo sus exoesqueletos duros, y dependen de sus hospedadores para su protección.


UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST
OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO

Pez limpiador quitándole parásitos a un mero atigrado.

El mero mantiene quieta la boca mientras recibe el "tratamiento". Los peces limpiadores puede aproximarse a peces de tamaño más grande con impunidad porque se alimentan de algas, hongos y otros microorganismos del cuerpo de los peces. Los peces grandes reconocen a los limpiadores por sus marcas distintivas y colores brillantes. Otras especies de peces, con el mismo aspecto de los limpiadores, pueden aproximarse lo suficiente a los peces grandes como para arrancarles de un mordiscón un gran trozo de carne. ¿Qué ocurriría probablemente si el número de miméticos se aproximara al número de limpiadores genuinos?



Estorninos boyeros sobre su hospedador.

Los estorninos boyeros viven de las garrapatas que quitan de sus hospedadores. Un estornino boyero forma una asociación con un animal determinado, como el que se muestra en esta figura. La mayor parte de las actividades de estos pájaros, incluyendo el cortejo y el apareamiento, se llevan a cabo en el lomo de su hospedador.

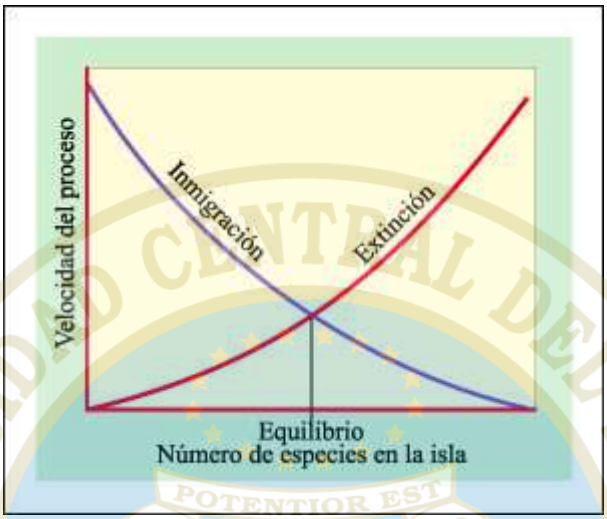
Composición de la comunidad y el problema de la estabilidad

Visto desde una perspectiva global, las comunidades ecológicas frecuentemente parecen estar en equilibrio. Muchas especies subsisten durante muchas generaciones en grandes extensiones. Sin embargo, cuando las comunidades se examinan a escala local, se evidencia que ellas, al igual que las poblaciones de las cuales están compuestas, no están a menudo en un estado de equilibrio.

Hay dos cuestiones que conciernen a la composición de las comunidades, que durante largo tiempo han sorprendido a los ecólogos. Primero, ¿qué determina la cantidad de especies de una comunidad? y, segundo, ¿qué factores sustentan los cambios en la composición de la comunidad con el paso del tiempo, como lo revela una observación detallada?

Las islas pequeñas suelen ser excelentes laboratorios naturales para el estudio de los procesos evolutivos y ecológicos debido a su tamaño y su aislamiento relativo.

Los investigadores norteamericanos R. Mac Arthur y E. O. Wilson formularon la hipótesis de que la cantidad de especies en una isla dada permanece relativamente constante a través del tiempo, pero que esas especies están cambiando continuamente. De acuerdo con su propuesta conocida como la hipótesis del equilibrio de la biogeografía de islas, hay un equilibrio entre la tasa a la cual inmigran a una isla nuevas especies y la tasa a la cual una especie ya presente se extingue localmente. Aunque la cantidad de especies esté en equilibrio, su composición no está en equilibrio porque cuando una especie se extingue, habitualmente es reemplazada por una especie diferente.



Modelo de equilibrio de la diversidad de especies en una isla.

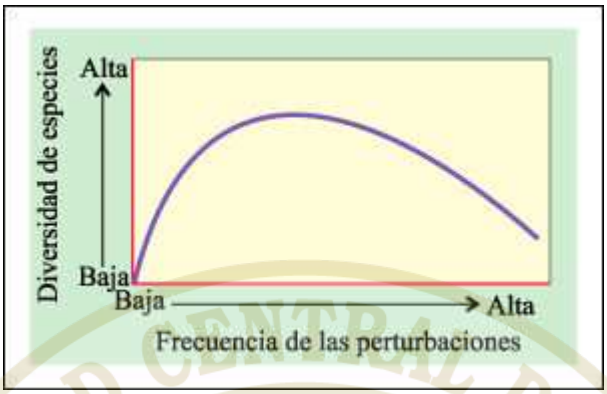
La tasa de inmigración disminuye a medida que más especies llegan a la isla, porque las especies existentes estarán mejor establecidas y, así, más capacitadas para competir con especies recién llegadas. La tasa de extinción se incrementa más rápido cuando hay un gran número de especies por el aumento de la competencia interespecífica. El número de equilibro entre las especies (línea negra) está determinado por la intersección de las curvas de inmigración y extinción.

De acuerdo con el modelo de biogeografía de islas, las dos variables más importantes que influyen en la diversidad específica son el tamaño de la isla y su distancia a una fuente, habitualmente el continente, que pueda proveerle de colonizadores.

Diferentes tipos de comunidades varían ampliamente en la cantidad y la diversidad de especies presentes. Hasta hace poco se pensaba que la composición específica de estas comunidades era relativamente constante y se las citaba frecuentemente como ejemplos primarios de un estado de equilibrio. Se pensaba que su alta diversidad específica era una función de su estabilidad. Sin embargo, se ve ahora que su diversidad puede ser función, no de la estabilidad sino de la frecuencia y magnitud de las perturbaciones a las cuales están sujetas.

Al principio, la diversidad en un área recién colonizada es baja. Sólo aquellas especies que están muy próximas al área perturbada y que están reproduciéndose en ese momento, son capaces de explorar el área recientemente disponible. Si las perturbaciones son frecuentes, la comunidad consistirá sólo en aquellas especies que pueden invadir, madurar y reproducirse antes de que ocurra la próxima perturbación.

De acuerdo con la hipótesis de la perturbación intermedia, a medida que el intervalo entre las perturbaciones se incrementa, también lo hace la diversidad de especies. Las especies que son excluidas por perturbaciones frecuentes (porque son lentas para madurar o porque tienen capacidad de dispersión limitada) disponen entonces de una oportunidad para colonizar. Pero si el intervalo entre las perturbaciones se incrementa, la diversidad de especies puede comenzar a declinar.



Hipótesis de la perturbación intermedia.

De acuerdo con la hipótesis de la perturbación intermedia, la diversidad de especies en una comunidad está determinada por la frecuencia de perturbaciones ambientales. Cuando las perturbaciones son muy frecuentes o muy poco frecuentes, la diversidad de especies es baja. Por el contrario, cuando la frecuencia de las perturbaciones es intermedia, la diversidad de especies es alto. Se obtienen curvas semejantes cuando la diversidad de especies es graficada en función del tiempo transcurrido desde la última perturbación y en función de la magnitud de la perturbación.

Se piensa que el factor primordial en esta declinación es la competencia interespecífica, pero aunque todas las especies fueran competitivamente iguales, las más resistentes a los efectos desfavorables de los extremos físicos, de la predación o de la enfermedad, finalmente dominarían la comunidad.

La sucesión ecológica comprende aquellos cambios que ocurren en la composición de la comunidad luego de la interrupción de una perturbación. Numerosas observaciones han mostrado que la recolonización comienza por especies vegetales de corta vida y crecimiento rápido que luego son reemplazadas por otras especies de ciclo más largo. A medida que los componentes fotosintéticos del ecosistema cambian, la vida animal que los acompaña también cambia.

Finalmente, la comunidad alcanzaría un estado estable "maduro", al que se denomina climax. Este modelo de reemplazo entre especies se denomina facilitación, dado que las primeras colonizadoras crean condiciones favorables para el establecimiento de otras especies.

Se propusieron otros dos mecanismos alternativos que podrían determinar el proceso sucesional: tolerancia e inhibición. De acuerdo con la hipótesis de la inhibición, las primeras especies evitan -y no ayudan- a la colonización por parte de otras especies. Pero finalmente los primeros colonizadores serán reemplazados por los últimos en llegar, y estas especies, a su vez, pueden evitar la colonización por otros, hasta que también son reemplazados, o hasta que una perturbación posterior reduzca sus números. Otro modelo, la hipótesis de la tolerancia, sugiere que las primeras especies ni facilitan ni inhiben la colonización por las últimas. Las especies

dominantes en cada etapa son aquellas que pueden tolerar mejor las condiciones físicas existentes y la disponibilidad de recursos. Actualmente se sugiere que estos tres modelos no son excluyentes, sino que pueden operar simultáneamente entre distintos pares de especies dentro de la comunidad y adquieren más importancia uno que otro en distintos estadios de la sucesión. En otros casos se han observado esquemas de sucesión cíclicos.

Cada comunidad es un conjunto único de organismos, el producto de una historia única y siempre cambiante que implica a factores físicos y biológicos. El mundo de los organismos vivos es tan vasto y diverso -y los ecólogos son, relativamente hablando, tan pocos- que puede llevar muchos años el obtener información que permita una comprensión completa de la ecología de las comunidades.



El cuarto Blanco - Biblioteca Web

Capítulo 54. Ecosistemas

Un ecosistema es una unidad de organización biológica constituida por todos los organismos de un área dada y el ambiente en el que viven. Está caracterizado por las interacciones entre los componentes vivos (bióticos) y no vivos (abióticos), conectados por 1) un flujo unidireccional de energía desde el Sol a través de los autótrofos y los heterótrofos , y 2) un reciclamiento de elementos minerales y otros materiales inorgánicos. La fuente última de energía para la mayoría de los ecosistemas es el Sol.

El flujo de energía a través de los ecosistemas es el factor más importante en su organización. El paso de energía de un organismo a otro ocurre a lo largo de una cadena trófica o alimentaria, o sea, una secuencia de organismos relacionados unos con otros como presa y predador. Dentro de un ecosistema hay niveles tróficos . Todos los ecosistemas tienen, por lo general, tres de estos niveles: productores , que habitualmente son plantas o algas; consumidores primarios, que por lo general son animales o detritívoros , que viven de los desechos animales y de los tejidos vegetales y de animales muertos; y descomponedores que degradan la materia orgánica hasta sus componentes primarios inorgánicos.

El funcionamiento de los ecosistemas puede ser estudiado por varios métodos cuantitativos: 1) La comparación global de los sistemas, 2) los experimentos a campo y 3) los modelos matemáticos.

Los movimientos del agua, el carbono, el nitrógeno y demás elementos minerales a través de los ecosistemas se conocen como ciclos biogeoquímicos.En estos ciclos, los materiales inorgánicos del aire, del agua o del suelo son incorporados por los productores primarios, pasados a los consumidores, y finalmente transferidos a los descomponedores. En el curso de su metabolismo, los descomponedores liberan los materiales inorgánicos en el suelo o en el agua en una forma en la que pueden ser incorporados por los productores. Los productos químicos sintéticos o los elementos

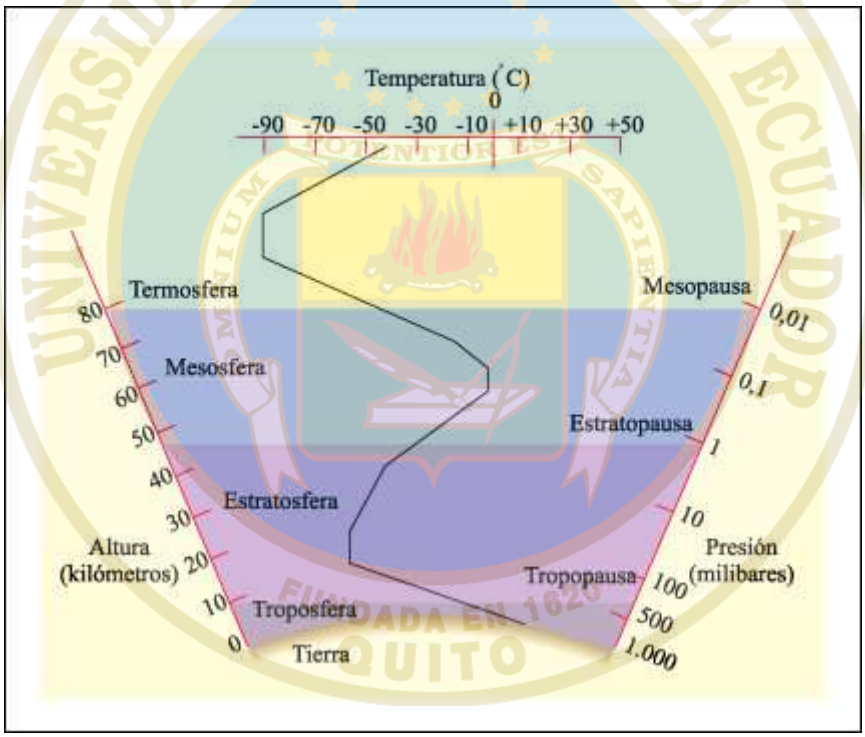
radiactivos liberados en el ambiente pueden ser capturados y concentrados por los organismos en niveles tróficos más elevados.

Las múltiples interconexiones en los ecosistemas llevaron a desarrollar la hipótesis Gaia. Esta hipótesis considera a todo el planeta como un único sistema autorganizado y autosostenible donde lo vivo y lo no vivo conforman una unidad con regulación propia.

Energía solar

La vida en la Tierra depende de la energía del Sol, que es también responsable del viento y del conjunto de condiciones meteorológicas. Cada día, año tras año, la energía del Sol llega a la parte superior de la atmósfera terrestre. Sin embargo, a causa de la atmósfera, sólo una pequeña fracción de esta energía alcanza la superficie terrestre y queda a disposición de los organismos vivos.

La atmósfera que se encuentra sobre la superficie terrestre y a través de la cual ingresa la energía solar consiste en cuatro capas concéntricas que se distinguen por sus diferentes temperaturas.



Las cuatro divisiones principales de la atmósfera.

Las cuatro divisiones principales de la atmósfera son la troposfera, la estratosfera, la mesosfera y la termosfera. Los límites entre ellas están determinados por cambios abruptos en la temperatura media. La capa de ozono, de tanta importancia, se encuentra localizada principalmente en la estratosfera.

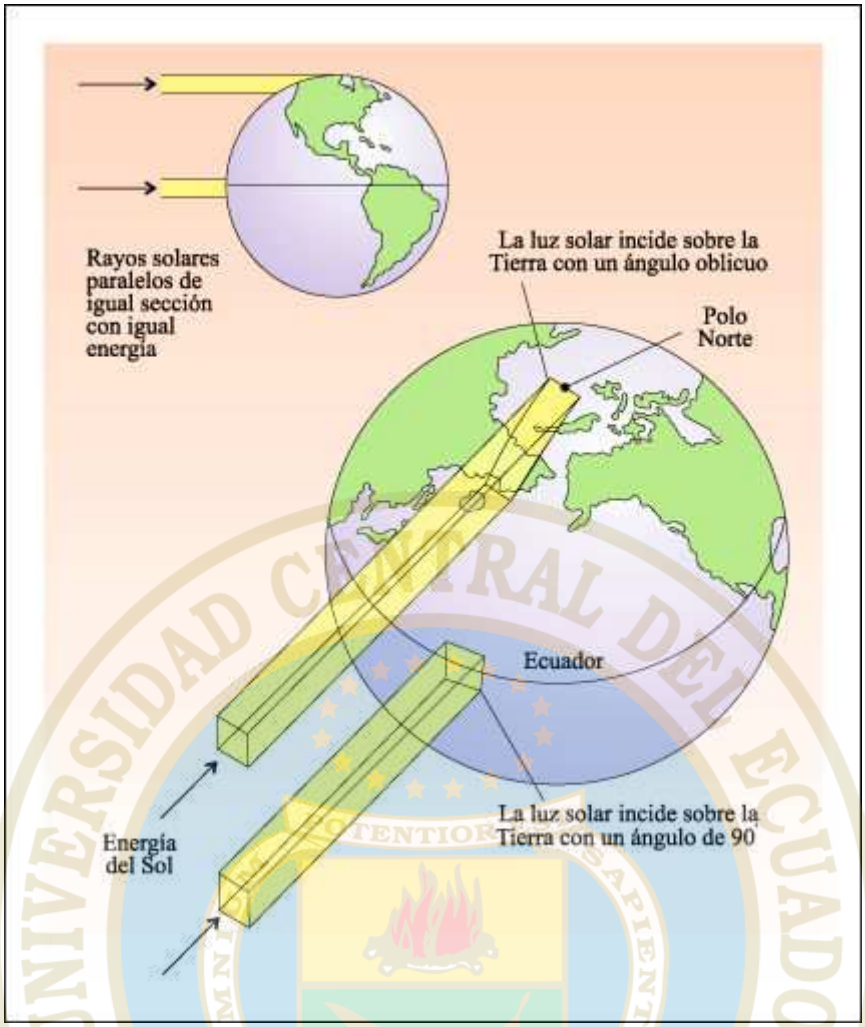
De la energía solar entrante, aproximadamente el 30% es reflejado hacia el espacio por las nubes y el polvo de la troposfera próximos a la superficie terrestre. Otro 20% de la energía es absorbido por la atmósfera. De éste, el 17% es capturado en las capas inferiores, principalmente por el vapor de agua, el polvo y las gotitas de

agua en suspensión. Esta absorción de la radiación calienta ligeramente la atmósfera, aunque gran parte de la energía se acumula como calor latente en el ozono en la estratosfera y en la mesosfera. Este porcentaje, aunque pequeño, es de importancia crítica porque representa a la mayor parte de la radiación ultravioleta. Las radiaciones ultravioletas y otras radiaciones de alta energía dañan a las moléculas orgánicas y, si alcanzaran la superficie terrestre en grandes cantidades, serían letales para la mayoría de las formas de vida terrestre.

El 50% restante de la radiación entrante alcanza la superficie terrestre. Una pequeña proporción de ésta es reflejada por las superficies claras, pero la mayoría es absorbida. La energía que absorben los océanos calienta la superficie del agua, evaporando moléculas de agua e impulsando el ciclo del agua. La energía solar absorbida por la Tierra se vuelve a irradiar desde la superficie como ondas de longitud más larga (infrarroja), o sea, como calor. Los gases de la atmósfera son transparentes para la luz visible, pero el dióxido de carbono y el agua, en particular, no son transparentes para los rayos infrarrojos. Como resultado de ello, el calor queda retenido en la atmósfera y calienta la superficie terrestre.

La pérdida y la ganancia de calor se mantienen en un delicado equilibrio. Un incremento en la reflexión de la Tierra, un espesamiento de su cubierta de nubes, un aumento o disminución del contenido de CO_2 de su atmósfera o una disminución en su capa de ozono produciría como respuesta un cambio de todo el sistema. La naturaleza y el resultado de estos cambios, particularmente los incrementos registrados en la concentración de CO_2 atmosférico y el adelgazamiento de la capa de ozono, son temas actuales de intenso interés y preocupación.

La cantidad de energía que reciben las distintas partes de la superficie terrestre no es uniforme. Este es el factor fundamental que determina la distribución de la vida en la Tierra. En las cercanías del Ecuador, los rayos del Sol son casi perpendiculares a la superficie terrestre y este sector recibe más energía por unidad de superficie que las regiones al norte y al sur, mientras que las regiones polares reciben el mínimo. Además, dado que la Tierra, que está inclinada sobre su eje, rota una vez cada 24 horas y completa una órbita alrededor del Sol más o menos cada 365 días, el ángulo de incidencia de la radiación y, por lo tanto, la cantidad de energía que alcanza a diferentes partes de la superficie, cambia hora tras hora y estación tras estación.



Radiación solar.

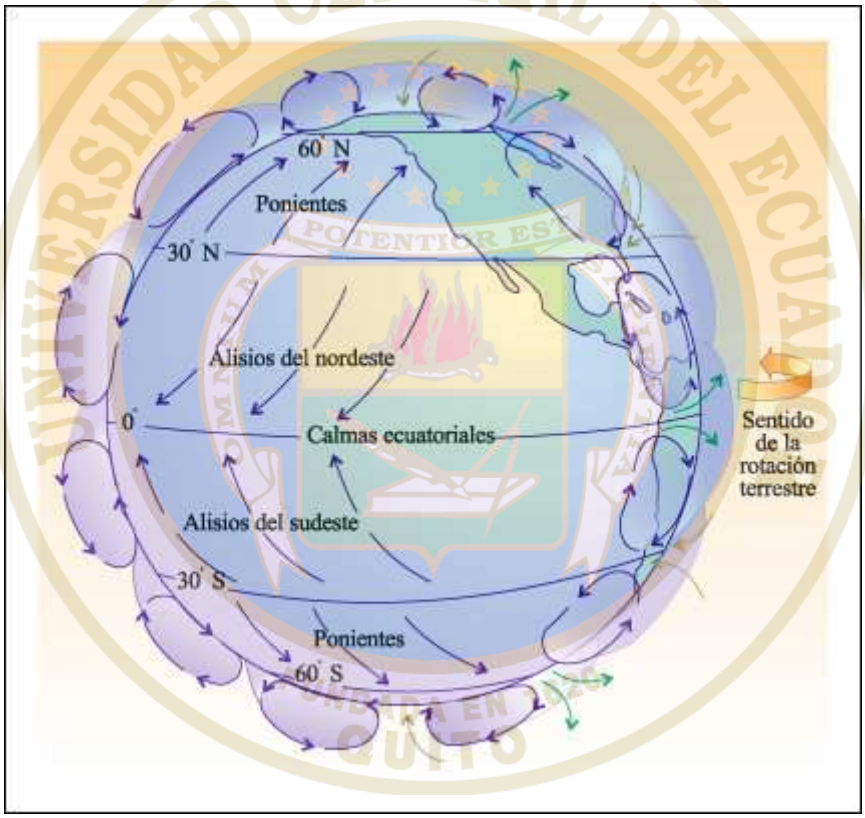
Un haz de energía solar que incide en la Tierra cerca de uno de los polos se extiende sobre un área más amplia de la superficie terrestre que un haz similar que incide cerca del Ecuador.

En los hemisferios norte y sur las temperaturas cambian en un ciclo anual porque la Tierra está ligeramente inclinada sobre su eje en relación con su órbita alrededor del Sol. En invierno, en el Hemisferio Norte, el Polo Norte se encuentra inclinado hacia el lado opuesto al Sol, disminuyendo el ángulo con que los rayos solares inciden en la superficie y disminuyendo también la duración de las horas de luz, lo cual da como resultado temperaturas más bajas. En verano, en el Hemisferio Norte, el Polo Norte está inclinado hacia el Sol. Nótese que la región polar del Hemisferio Norte está continuamente oscura durante el invierno y continuamente iluminada durante el verano.

Las variaciones de temperatura en la superficie terrestre y la rotación de la Tierra establecen los principales esquemas de circulación del aire y de las precipitaciones. Estos esquemas dependen, en gran medida, del hecho de que el aire frío es más denso que el aire caliente. En consecuencia, el aire caliente se eleva y el aire frío desciende. Cuando el aire asciende, se encuentra bajo menor presión y, en consecuencia, se expande; cuando un gas se expande, se enfría. El aire más frío

retiene menos humedad, así que, al elevarse, su vapor tiende a condensarse y a caer en forma de lluvia o de nieve.

El aire es más cálido a lo largo del Ecuador, la región calentada más intensamente por el Sol. Este aire se eleva creando un área de baja presión (zona de calmas) que atrae aire desde el norte y desde el sur del Ecuador. A medida que el aire ecuatorial asciende, se enfría, pierde la mayor parte de su humedad, y luego cae a latitudes de aproximadamente 30° norte y sur; se trata de aire seco que condiciona la existencia de la mayoría de los grandes desiertos del mundo. Este aire se calienta, absorbe humedad, se eleva nuevamente y se desplaza hasta aproximadamente una latitud de 60° (norte y sur); este es el frente polar, otra área de baja presión. Un tercer cinturón, más débil, que se eleva en el frente polar, desciende nuevamente en los polos, dando lugar a regiones en las cuales, al igual que en las otras zonas de aire descendente, virtualmente no hay precipitaciones. El movimiento de rotación de la Tierra desvía los vientos causados por estas transferencias de aire desde el Ecuador a los polos, creando los principales patrones de distribución de ecosistemas.



La superficie de la Tierra es recorrida por cinturones de corrientes de aire.

Los cinturones de corrientes de aire que recorren la superficie de la Tierra determinan los patrones principales de disitribución de vientos y precipitaciones. En el esquema anterior, las flechas de color azul oscuro indican la dirección del movimiento del aire dentro de cada cinturón; las flechas verdes señalan regiones de aire ascendente que se caracterizan por precipitaciones elevadas; y las flechas marrones indican las regiones de aire descendente, caracterizadas también por escasas lluvias. El aire seco que desciende sobre las latitudes alrededor de 30º, tanto en el norte como en el sur, es el responsable de los grandes desiertos del planeta. Los vientos predominantes en la superficie de la Tierra, indicados por las flechas negras, muestran la desviación que la rotación de la Tierra introduce en las trayectorias de las corrientes de aire dentro de los cinturones individuales.

Estos esquemas planetarios son modificados localmente por diversos factores.

El flujo de energía

De la energía solar que alcanza la superficie de la Tierra, una fracción muy pequeña es derivada a los sistemas vivos. Aun cuando la luz caiga en una zona con vegetación abundante como en una selva, un maizal o un pantano, sólo aproximadamente entre el 1 y el 3% de esa luz (calculado sobre una base anual) se usa en la fotosíntesis. Aun así, una fracción tan pequeña como ésta puede dar como resultado la producción -a partir del dióxido de carbono, el agua y unos pocos minerales- de varios millares de gramos (en peso seco) de materia orgánica por año en un solo metro cuadrado de campo o de bosque, un total de aproximadamente 120 mil millones de toneladas métricas de materia orgánica por año en todo el mundo.

Eugene P. Odum, uno de los investigadores norteamericanos que más aportó a la comprensión de la dinámica de funcionamiento de los ecosistemas, utilizó una serie de diagramas de flujo para representarla.

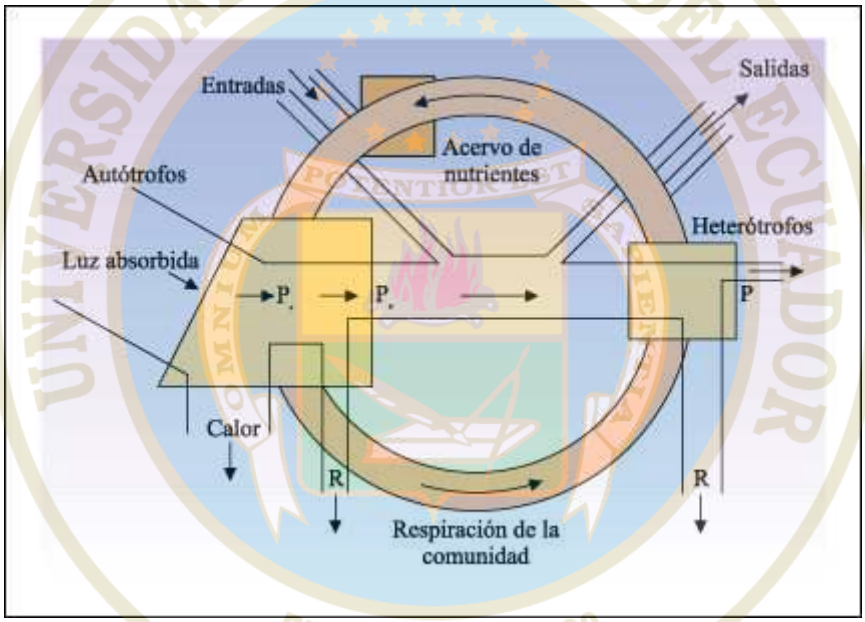


Diagrama de flujo de un ecosistema.

El diagrama anterior muestra el flujo unidireccional de energía y el reciclado de materiales. PG = producción bruta; PN = producción neta; P = producción heterotrófica; R = respiración.

El paso de energía de un organismo a otro ocurre a lo largo de una cadena trófica o alimentaria que consiste en una secuencia de organismos relacionados unos con otros como presa y predador. El primero es comido por el segundo, el segundo por el tercero y así sucesivamente en una serie de niveles alimentarios o niveles tróficos. En la mayoría de los ecosistemas, las cadenas alimentarias están entrelazadas en complejas tramas, con muchas ramas e interconexiones. La relación de cada especie con otra en esta trama alimentaria es una dimensión importante de su nicho ecológico.

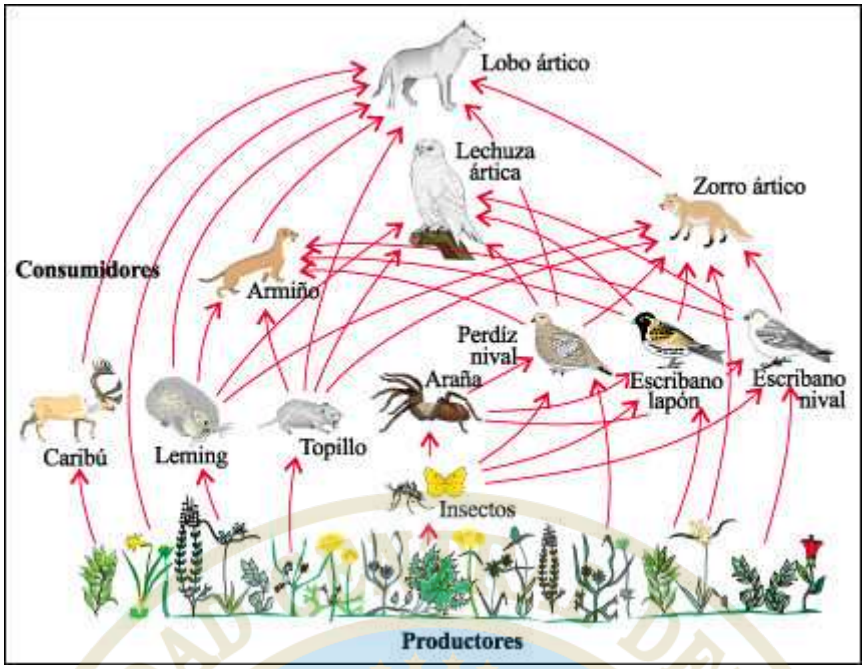


Diagrama de una red trófica en la tundra ártica, durante la primavera y el verano.

Las flechas indican la dirección del flujo de energía. Esta red alimentaria está muy simplificada. En realidad, forman parte de ella un número de especies de plantas y animales mucho mayor que el representado.

El primer nivel trófico de una trama alimentaria siempre está ocupado por un productor primario. En tierra, el productor primario habitualmente es una planta; en ecosistemas acuáticos, habitualmente, un alga. Estos organismos fotosintéticos usan energía lumínica para hacer carbohidratos y otros compuestos, que luego se transforman en fuentes de energía química. Los productores sobrepasan en peso a los consumidores; el 99% de toda la materia orgánica del mundo vivo está constituida por plantas y algas. Todos los heterótrofos combinados sólo dan cuenta del l % de la materia orgánica.

La productividad bruta es una medida de la tasa a la cual los organismos asimilan energía en un determinado nivel trófico. Una cantidad más útil -y a menudo más fácil de medir- es la productividad neta. que es comparable a la tasa de ganancia neta. Habitualmente se la expresa como la cantidad de energía medida en calorías o en unidades equivalentes de energía, como el kilojoule en los compuestos químicos.

La biomasa es un término abreviado y útil que significa el peso seco total de todos los organismos que se mide en un momento dado. La productividad neta es una medida de la tasa a la cual los organismos almacenan energía, que luego queda a disposición de los organismos del siguiente nivel trófico.

En los ecosistemas agrícolas, el peso seco del total de plantas al final de la estación de crecimiento representa la producción primaria neta de esa estación y suministra una buena base de comparación entre distintos ambientes. Habitualmente, de ese valor se excluyen las raíces porque es difícil extraerlas de la mayoría de los suelos. Esto puede conducir a gruesas subestimaciones en, por ejemplo, la vegetación natural de los ecosistemas de desierto.

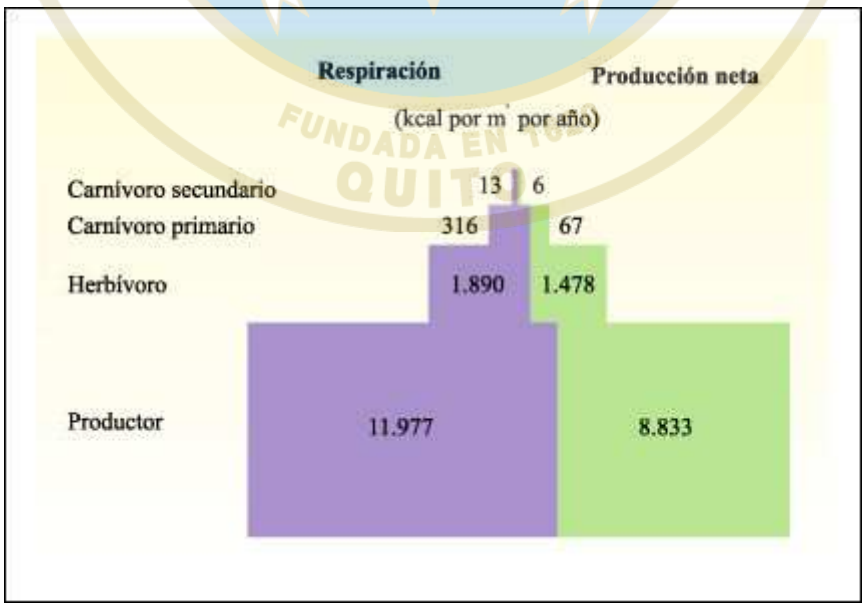
Los consumidores primarios (herbívoros) comen a los productores primarios. Un carnívoro que come a un herbívoro es un consumidor secundario, y así sucesivamente. En promedio, aproximadamente el 10% de la energía transferida en cada nivel trófico es almacenada en tejido corporal; del 90% restante, parte se usa en el metabolismo del organismo y parte no se asimila. Esta energía no asimilada es utilizada por los detritívoros y, finalmente, por los descomponedores.

La eficiencia ecológica es el producto de las eficiencias con las cuales los organismos explotan sus recursos alimentarios y los convierten en biomasa: eficiencias de explotación, asimilación y producción neta. La eficiencia ecológica depende principalmente de la eficiencia de asimilación -que es la proporción de energía consumida que se asimila-, y la eficiencia de producción neta -que es la proporción de energía asimilada que se gasta en crecimiento, almacenamiento y reproducción. En las plantas, la eficiencia de producción es la relación entre la productividad neta y la productividad bruta. Este índice varía entre un 30 y un 85%.

El valor energético de las plantas para sus consumidores depende de la proporción de materiales indigeribles que ellas contienen. El alimento de origen animal se digiere más fácilmente que el de origen vegetal.

La brevedad de las cadenas tróficas, es decir, el hecho de que sean tan cortas, fue atribuida desde hace tiempo a la ineficiencia involucrada en la transferencia de energía de un nivel trófico a otro, una explicación que, como tantas otras en ecología, está ahora sufriendo una revisión crítica. Sin embargo, en general, sólo un 10% de la energía almacenada en una planta se convierte en biomasa animal en el herbívoro que come esa planta. Se encuentra una relación semejante en cada nivel sucesivo.

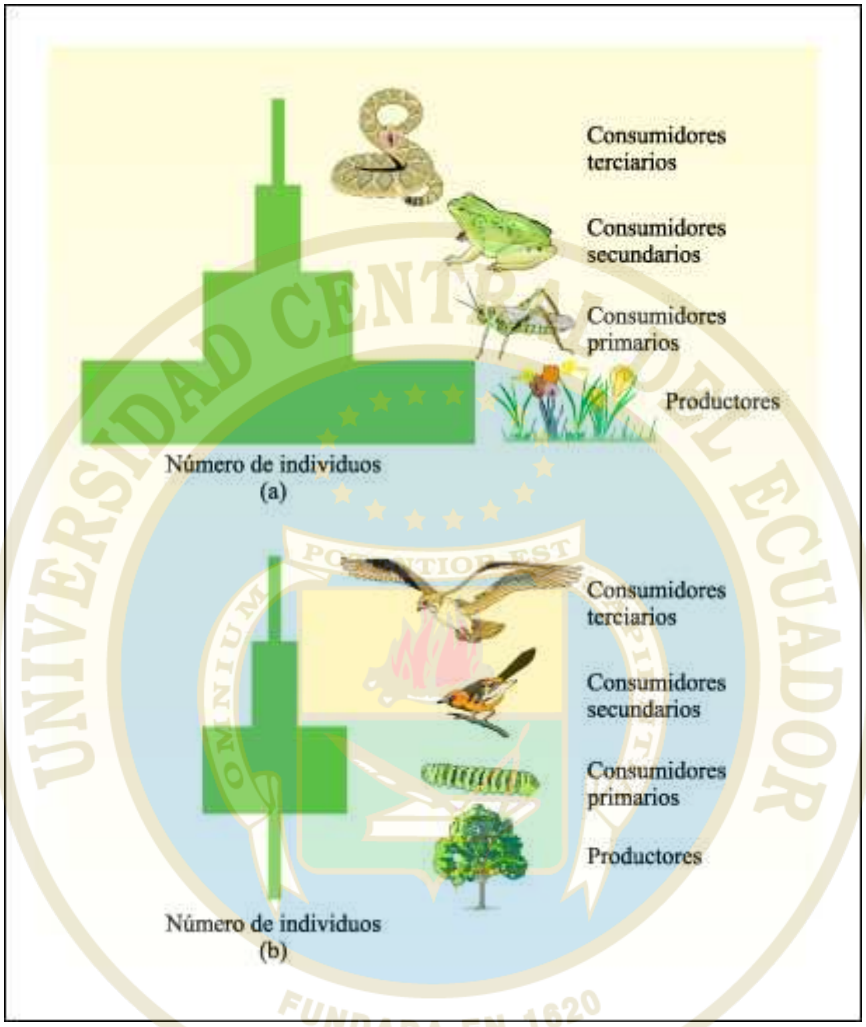
El cálculo empírico del 10% es sólo una estimación grosera. Las mediciones reales muestran amplias variaciones en las eficiencias de transferencia, desde menos del 1% a más del 20%, dependiendo de las especies de que se traten. El flujo de energía con grandes pérdidas en cada pasaje al nivel sucesivo puede ser representado en forma de pirámide.



Pirámide del flujo de energía para un ecosistema de río en Florida, EEUU.

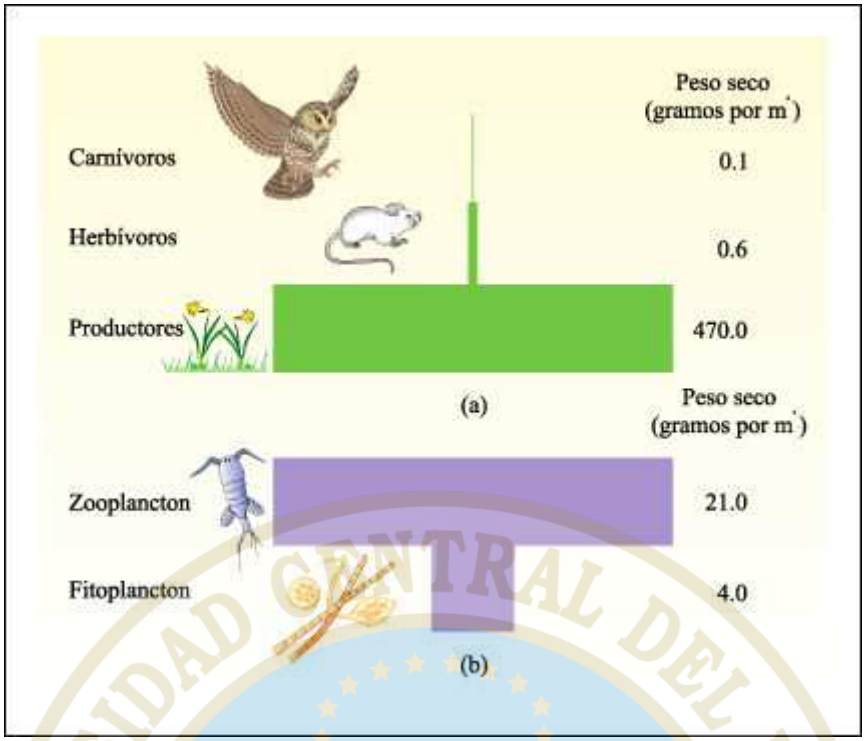
Una proporción relativamente pequeña de la energía del sistema es transferida en cada nivel trófico. Gran parte de la energía se invierte en el metabolismo y se mide como colorías perdidas en la respiración.

Las relaciones energéticas entre los niveles tróficos determinan la estructura de un ecosistema en función de la cantidad de organismos y de la cantidad de biomasa presente.



Pirámides numéricas.

Pirámides numéricas para a) un ecosistema de pradera graminosa en la que el número de productores primarios (gramíneas) es grande y b) un bosque templado en el que un solo productor primario, un árbol, puede soportar a un número grande de herbívoros.



Pirámides de biomasa.

Pirámides de biomasa para:

a. plantas y animales de un campo en Georgia, EEUU y
b. plancton del Canal de la Mancha.

Estas pirámides reflejan la masa presente en un momento dado; de aquí, la relación aparentemente paradójica entre el fitoplancton y el zooplancton.

Dado que la tasa de crecimiento de la población de fitoplancton es mucho más alta que la de la población de zooplancton, una pequeña biomasa de fitoplancton puede suministrar alimento para una biomasa mayor de zooplancton. Al igual que las pirámides de números, las pirámides de biomasa indican sólo la cantidad de material orgánico presente en un momento; no dan la cantidad total de material producido o, como hacen las pirámides de energía, la tasa a la cual se produce.

La tasa de transferencia de energía de un nivel a otro proporciona un segundo índice de la dinámica energética del ecosistema. Una baja tasa de transferencia suele significar que el tiempo de residencia en el nivel de origen es elevado, es decir, que ese nivel dispone de mecanismos de almacenamiento de la energía. Tales mecanismos pueden ser la producción de madera, de humus y toda otra estructura resistente a la acción de predadores y descomponedores. Puede calcularse:

Tiempo de residencia (años) = Energía almacenada en biomasa (kJ.m-2)

Productividad neta (kJ. m-2 año-1)

Modelos de sistemas

El funcionamiento de los ecosistemas puede ser estudiado por varios métodos cuantitativos:

1. La comparación global de los sistemas que permite ver, por ejemplo, cómo se correlaciona la productividad primaria de un sitio con las precipitaciones, la temperatura o la disponibilidad de nutrientes.
2. Los experimentos a campo que permiten obtener datos valiosos en el mismo terreno de trabajo, pero tienen la enorme dificultad de la escala y el control de variables. En el laboratorio se pueden controlar mejor las variables, pero no pueden reproducirse todas e integrar, al mismo tiempo, aspectos de los métodos anteriores.
3. Los modelos matemáticos que, si bien tienen las limitaciones impuestas por la selección de variables, tienen varias ventajas. Son una vía efectiva de comunicación entre técnicos de distintas especialidades, lo que permite enfocar problemas interdisciplinarios. Permiten guiar la observación y la experimentación y, recíprocamente, éstas son la base para el ajuste y validación de los modelos. Un buen modelo exige un conocimiento detallado de las variables fundamentales que modelan el sistema natural y, a su vez, aporta ideas de lo que es posible que ocurra en él frente a algún cambio natural o provocado por el hombre.

Otro grupo de modelos trabaja a nivel ecosistema simulando, por ejemplo, el flujo de C, N, P y S (carbono, nitrógeno, fósforo, azufre) entre las plantas y el suelo - medidos en términos de productividad o materia orgánica del suelo- y su alteración por la acción humana.

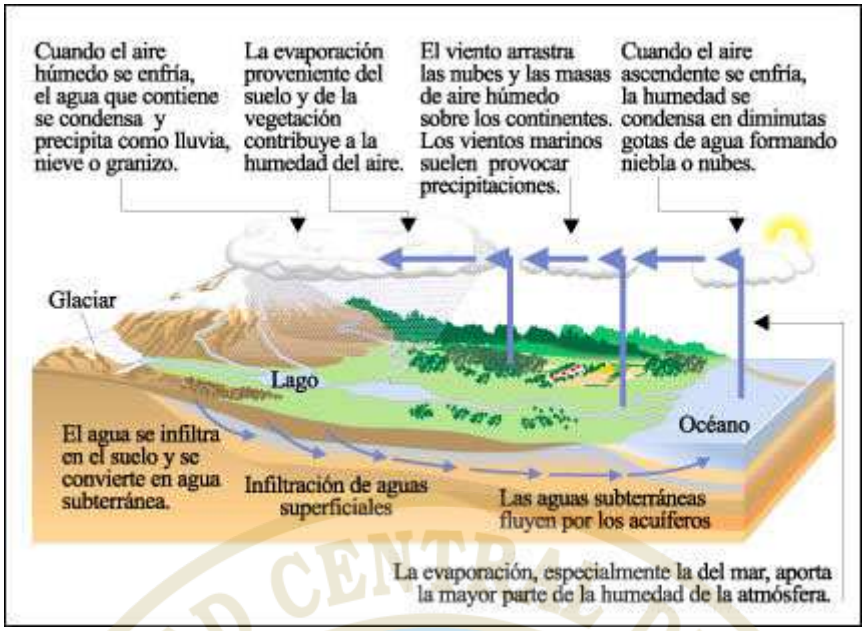
Una muy buena variable para modelizar los ecosistemas es la energía, ya que puede expresarse, a su vez, en variables comparables y medibles como biomasa o productividad e impulsa todos los procesos del sistema.

En la actualidad, hay infinidad de modelos para estudiar el impacto del hombre sobre la naturaleza. Entre ellos, se encuentran los modelos fisiológicos, como los basados en los intercambios gaseosos en las hojas o los modelos poblacionales, que analizan cómo se ve afectada la tasa de crecimiento o distribución de la población.

Como se puede apreciar, hay modelos para distintas escalas de resolución. Con ellos se pueden simular situaciones. El aspecto que resulta más crítico es seleccionar el modelo más adecuado para la escala temporal y espacial de la perturbación que se quiere estudiar.
Ciclos biogeoquímicos

Ciclos Biogeoquímicos

La energía toma un curso unidireccional a través de un ecosistema, pero muchas sustancias circulan a través del sistema. Estas sustancias incluyen agua, nitrógeno, carbono, fósforo, potasio, azufre, magnesio, calcio, sodio, cloro, y también varios otros minerales, como hierro y cobalto, que son requeridos por los sistemas vivos sólo en cantidades muy pequeñas.



El ciclo del agua.

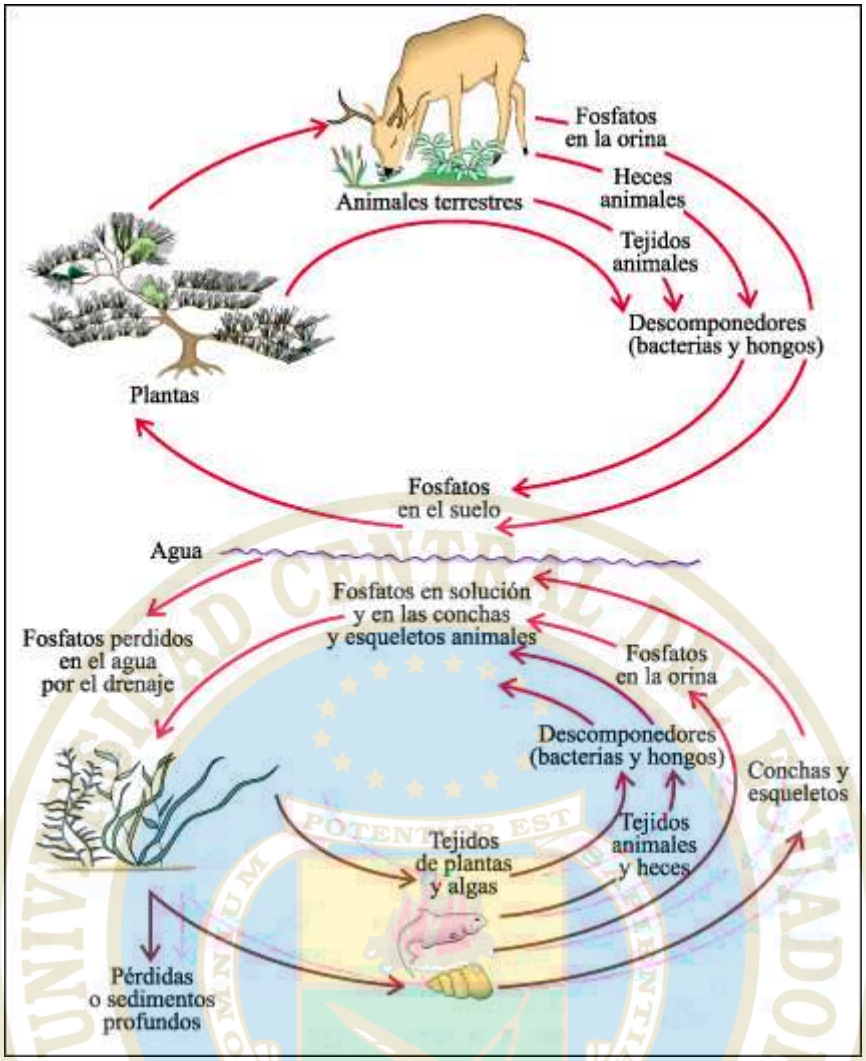
El ciclo del agua vincula la atmósfera, la hidrosfera y la corteza de la Tierra. El agua de la atmósfera se encuentra principalmente en forma de vapor. En tierra, circula tanto por la superficie (arroyos, ríos y lagos) como por los estratos subterráneos (acuíferos). Generalmente, el agua desemboca en el mar.

Los movimientos de sustancias inorgánicas se conocen como ciclos biogeoquímicos, porque implican componentes geológicos así como biológicos del ecosistema. Los componentes del entorno geológico son: 1) la atmósfera, constituida fundamentalmente por gases, que incluyen el vapor de agua; 2) la litosfera, la corteza sólida de la Tierra y 3) la hidrosfera, que comprende los océanos, lagos y ríos, que cubren ¾ partes de la superficie terrestre.

Los componentes biológicos de los ciclos biogeoquímicos incluyen los productores, consumidores y degradadores.

El papel de cada descomponedor puede ser muy especializado.

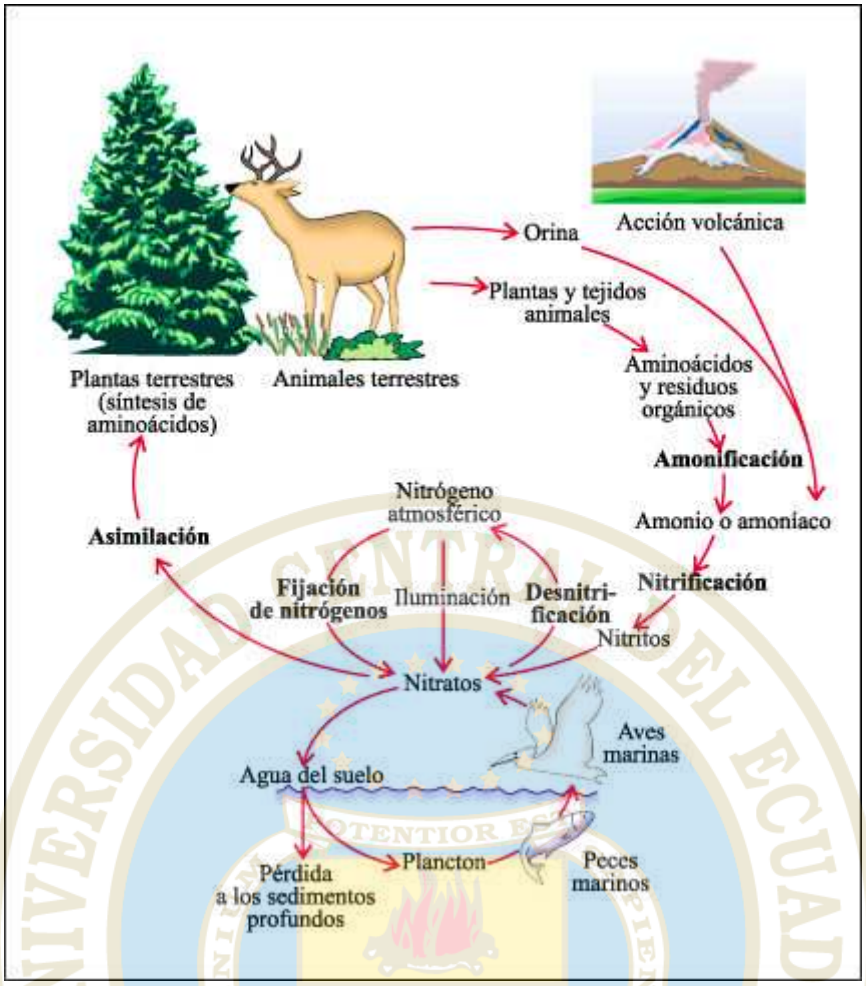
Como resultado de la actividad metabólica de los descomponedores, de los compuestos orgánicos se liberan sustancias inorgánicas al suelo o al agua. Desde el suelo o el agua, estas sustancias son vueltas a incorporar a los tejidos de los productores primarios, pasan a los consumidores y detritívoros y luego son entregadas a los descomponedores, de los cuales entran nuevamente en las plantas, repitiendo el ciclo.



El ciclo del fósforo.

El fósforo es esencial para todos los sistemas vivos como componente de las moléculas portadoras de energía -tales como el ATP - y también de los nucleótidos de DNA y RNA. Al igual que otros minerales, es liberado de los tejidos muertos por las actividades de los descomponedores, absorbido del suelo y del agua por las plantas y las algas, y circulado a través del ecosistema.

El ciclo del nitrógeno es de importancia crítica para todos los organismos. Implica varias etapas: la amonificación, degradación de los compuestos orgánicos nitrogenados a amoníaco o ion amonio; la nitrificación, oxidación del amoníaco o el amonio a nitratos que son incorporados por las plantas; y la asimilación, conversión de nitratos a amoníaco y su incorporación a compuestos orgánicos. Los compuestos orgánicos que contienen nitrógeno regresan finalmente al suelo o al agua, completándose el ciclo. El nitrógeno perdido por el ecosistema puede ser restituido por la fijación de nitrógeno, que es la incorporación de nitrógeno elemental a compuestos orgánicos.



El ciclo del nitrógeno.

Aunque el reservorio de nitrógeno se encuentra en la atmósfera, donde constituye haste el 78% del aire seco, el movimiento de nitrógeno en el ecosistema es más semejante al de un mineral que al de un gas. Sólo unos pocos microorganismos son capaces de fijar nitrógeno.

Los elementos que necesitan los organismos vivos suelen estar presentes en sus tejidos en concentraciones más elevadas que en el aire, el suelo y el agua circundantes. Esta concentración de elementos resulta de la absorción selectiva de sustancias por las células vivas, amplificada por los efectos de concentración de las cadenas tróficas. En circunstancias naturales, este efecto de concentración - denominada también bioacumulación- suele ser variable; generalmente, los animales tienen un mayor requerimiento de minerales que las plantas, porque gran parte de la biomasa vegetal es celulosa.

En los ciclos biogeoquímicos también pueden ser captadas sustancias extrañas que, pasando de un organismo a otro, alcanzan concentraciones elevadas cuando se aproximan a la cima de la cadena alimentaria. El DDT es probablemente la sustancia tóxica más conocida cuyos efectos fueron amplificados de esa manera.

En el accidente nuclear de Chernobyl (ocurrido en 1986) fue liberado al ambiente una enorme cantidad de material radiactivo.

Aunque las consecuencias de este accidente fueron más graves en las áreas próximas a Chernobyl, traspasaron las fronteras de la ex Unión Soviética, afectando finalmente a unos 100 millones de personas en más de 20 países europeos. La nube radiactiva del accidente se desplazó en dirección noroeste por el viento y, cuando posteriormente llegaron las lluvias, el material radiactivo volvió a caer al suelo. Una parte sustancial de la radiactividad fue depositada en Noruega, un país que no tiene plantas de energía nuclear. Un componente importante de la lluvia radiactiva de Chernobyl fue el cesio 137. A medida que este elemento pasó del agua de lluvia a los líquenes y luego a los renos, su concentración se incrementó a niveles que excedían en mucho a los que se consideraban seguros para el consumo humano. Las concentraciones más elevadas se produjeron en la leche, los músculos y los huesos de los renos, el medio de subsistencia tradicional para los pueblos Sami o Lapones, de Noruega Central y Meridional.

Las consecuencias de Chernobyl nos brindan varias lecciones importantes. La primera y más obvia es que la concentración biológica de sustancias es un fenómeno muy real, con consecuencias potencialmente graves, especialmente para los organismos que se encuentran en la cima de la cadena alimentaria, entre los cuales nos incluimos. La segunda lección es que no debemos ser complacientes con las medidas de seguridad relativas al uso de materiales o tecnologías; son posibles tragedias mucho peores que las de Chernobyl. La tercera lección, y tal vez la más importante, es que las consecuencias de nuestros errores no respetan límites internacionales o normativas ambientales locales, independientemente de si fueron bien concebidas o de cuán fielmente se sigan. La humanidad y todos los demás seres vivos estamos interconectados en un único ecosistema global.

La hipótesis Gaia

Gaia, nombre griego de la diosa de la Tierra, es también el nombre de una de las últimas y controvertidas hipótesis aparecidas en el campo de las ciencias naturales.

Su autor, James Lovelock es un médico nacido en 1919 que, cuando en la década de 1960 fue convocado por la NASA para intervenir en el proyecto Viking de detección de vida en Marte, comenzó a cuestionarse acerca de las características de la vida. Sorprendentemente, las definiciones de la vida eran parciales y poco satisfactorias, a punto tal que, sobre las magras bases disponibles, las sondas enviadas al espacio exterior no hubieran podido detectar vida ni siquiera en la Tierra. La búsqueda de la definición de la vida y la visión de nuestro planeta desde el exterior le permitió empezar a concebirlo como un sistema único e integrado, como un gran superorganismo.

La idea de Lovelock no era totalmente nueva. Ya en 1785, James Hutton, considerado padre de la geología, había concebido algo semejante y propuso que la Tierra debía ser estudiada por la "fisiología planetaria" a la manera de los antiguos científicos que no dividían el campo de estudio en disciplinas inconexas sino que tenían una visión holística del mundo.

Lovelock fundamenta sus ideas básicamente en términos energéticos: la vida es un sistema autoorganizado que mantiene activamente una baja entropía impulsada por la energía libre proporcionada por el Sol. Si no se considerara la existencia de un sistema de control en el que interviene la biota, resultaría inexplicable, desde las leyes de la física y la química, que la inestable atmósfera terrestre mantenga constante su composición, tan diferente de la de los otros planetas, por períodos más extensos que el tiempo de reacción de sus gases. La vida, que parece estar violando la segunda ley de la termodinámica, no puede hacerlo ya que en realidad forma un sistema único con lo no vivo. O sea, un único sistema autorregulado que

mantiene la temperatura, la composición de la superficie de la Tierra y de la atmósfera a través de mecanismos de retroalimentación. La vida permitió el desarrollo y la evolución de condiciones adecuadas para ella sobre la Tierra; es un fenómeno automantenible a escala planetaria, es decir, tanto en el tiempo como en el espacio. Una vez establecida firmemente en un planeta, se extenderá por toda su superficie y solamente desaparecerá cuando el planeta sufra un cambio cósmico trascendental o cuando la fuente original de energía acabe.

Esta visión de la Tierra tiene aspectos que se prestan a controversias: concebir el planeta como un todo es ventajoso a la hora de intervenir sobre algún recurso transnacional o transregional, ya que obliga a pensar globalmente para evitar inesperadas consecuencias en sitios alejados del planeta. Por otra parte, considera a la especie humana sólo como una especie más. Para Gaia, por ejemplo, la radiación nuclear, a pesar de lo espantosa que puede ser para los seres humanos, es un asunto menor. Lo importante es la salud del planeta, no de una especie en particular.



Capítulo 55. La biosfera

La maravillosa diversidad de los seres vivos ha planteado un tremendo desafío a los científicos: tratar de explicar las causas y la distribución geográfica de esa biodiversidad. La distribución actual de la vida en la Tierra refleja la etapa más reciente de muchos procesos planetarios complejos ocurridos en tiempos geológicos. Estos porcesos implican cambios considerables en la disposición y en la forma de los continentes, en los sistemas climáticos y de circulación marina, e incluyeron eventos catastróficos. La intervención humana reciente y actual puede incluirse en esta última categoría de eventos por su intensidad, su amplitud y su velocidad de ocurrencia.

La biosfera es una película delgada sobre la superficie del planeta, de irregular grosor y densidad. Está afectada por la posición y movimientos de la Tierra en relación con el Sol y por los movimientos del aire y del agua sobre la superficie de la Tierra. Estos factores provocan grandes diferencias de temperatura y precipitaciones de un lugar a otro y de una estación a otra. También hay diferencias en las superficies de los continentes, tanto en composición como en altitud. Estas diferencias se reflejan en diferencias en los tipos vegetales y animales que se encuentran en las distintas partes de la biosfera.

La mayor proporción de la biosfera consiste en ambientes acuáticos. En las corrientes de agua dulce (ríos y arroyos), en las aguas dulces quietas (lagos y estanques), a diferentes profundidades marinas y a lo largo de las costas rocosas, arenosas o cenagosas se encuentran comunidades características.

Sobre la tierra firme, los biomas son conjuntos de organismos con patrones comunes de clima y con vegetación distintiva distribuida en una amplia área. Los principales biomas incluyen los bosques templados, los bosques de coníferas, la tundra, las praderas y estepas templadas, las praderas tropicales, los matorrales mediterráneos, los desiertos, y las selvas tropicales.

La principal amenaza para las especies silvestres es la pérdida de hábitat resultante de reemplazos para usos antrópicos de los ecosistemas, pero existen también otras amenazas como contaminaciones, extracciones, introducción de especies exóticas y sus enfermedades. Un desafío fundamental -y urgente- para el Homo sapiens es la preservación de las selvas tropicales, los biomas con la mayor diversidad de especies existentes en este planeta.

Biogeografía histórica

La distribución de los organismos en la Tierra es el resultado de muchos procesos. Los principales fenómenos a los que es posible relacionar la distribución pasada y presente de los organismos son: la deriva continental, los cambios climáticos, los procesos tectónicos, los eventos catastróficos y la acción antropógena, es decir, o de origen humano.

Durante mucho tiempo los naturalistas intentaron explicar las causas de la distribución geográfica de los organismos que habitan la Tierra. La biogeografía histórica es la disciplina que se ocupa específicamente de analizar esta problemática.



Distribución de distintas especies en la superficie terrestre.

La teoría de la deriva continental postula que la forma y la posición de los continentes no es permanente. Hace 200 millones de años existía hipotéticamente sólo una única gran masa continental donde las floras y las faunas estaban en potencial contacto e intercambio, y las corrientes marinas circulaban libremente a su alrededor homogeneizando los climas. El supercontinente se fue fragmentando y redistribuyendo sobre el planeta, y sus fragmentos fueron arrastrados por esas lentas corrientes, aproximándolos o separándolos, proceso que continúa en la actualidad. Por este proceso, las faunas y las floras que previamente habían estado geográficamente interconectadas pasaron a tener distribución disyunta y a evolucionar independientemente.

La fragmentación de los continentes influyó profundamente sobre los climas planetarios: distintos tipos de evidencias coinciden en indicar que cuando existía una única masa continental, los climas prevalecientes eran cálidos y húmedos.

Luego de la fragmentación, nuevas barreras continentales comenzaron a retrasar el acceso de las principales corrientes marinas a las altas latitudes con lo que se fue perdiendo el papel homogenizador que tuvieron esas corrientes. En períodos relativamente recientes (menos de 50 millones de años), los climas de la Tierra se fueron diferenciando en tropicales, templados y fríos, y también en zonas secas y húmedas.

En los últimos dos millones de años, las oscilaciones climáticas se hicieron más violentas y frecuentes (es la denominada Edad del Hielo, una novedad en la historia planetaria), lo que dio origen a las llamadas glaciaciones. Las causas para estas grandes oscilaciones parecen depender de fenómenos cíclicos que afectan a todo el planeta y del sistema solar. Las glaciaciones suelen tener efectos catastróficos sobre faunas y floras sujetas directamente a su influencia, a la vez que habilitan nuevas áreas que pueden ser colonizadas. Esto se debe al descenso del nivel de los mares ya que el agua tiende a acumularse en los polos en forma de hielo. El enfriamiento global también lleva a la fragmentación territorial de los ecosistemas planetarios.

La emergencia de grandes plegamientos se produjo por procesos de convergencia y choque de placas: el Himalaya, los Alpes y los plegamientos en áreas que rodean al Océano Pacífico entre los cuales se encuentran los Andes. Por una parte, establecieron barreras geográficas infranqueables para muchas especies pero, al mismo tiempo, constituyeron corredores que permitieron el intercambio de otras.

El registro fósil permitió detectar varios eventos de extinciones masivas de numerosos taxones; sus causas quedaron generalmente en el terreno de las hipótesis, inclusive una extinción ocurrida hace 65 millones de años: el impacto de uno o varios asteroides que habrían determinado la desaparición de los dinosaurios y de algunos otros grupos biológicos muy antiguos, como los amonites. Aunque está comprobada la existencia del asteroide, hay dudas sobre los alcances de su influencia, ya que su efecto no se detectó sobre la totalidad de la biota. Los mamíferos y las aves, por ejemplo, resultaron poco afectados. Se postulan también cambios rápidos en el ambiente, como podría ser una disminución en la concentración de oxígeno atmosférico. Otros eventos catastróficos como maremotos o una intensa actividad volcánica pudieron tener efectos más localizados.

Entre los eventos calificables de catastróficos, por ser capaces de producir extinciones masivas, se contabilizan actualmente las actividades humanas, dado el ritmo y la velocidad con que se producen extinciones atribuibles directa o indirectamente a nuestra propia especie durante los últimos siglos. La velocidad de los cambios introducidos a escala planetaria impide generalmente el desarrollo de adaptaciones de las poblaciones, tales como los comportamientos migratorios, tolerancias a estrés ambientales, cambios de estrategias alimentarias u otros. Las actividades humanas pueden también explicar parte de los cambios en la distribución de especies y de comunidades -en particular, la disminución de sus áreas de distribución geográfica original-.

La vida en las aguas

La vida comenzó en el agua, y aunque los organismos vivos han conquistado desde hace tiempo la tierra firme, la mayor proporción de la biosfera consiste en ambientes acuáticos y en sus habitantes. Los ambientes de agua dulce pueden ser clasificados en aguas corrientes (ríos y arroyos) y aguas quietas (lagos y estanques). Los ambientes marinos pueden ser clasificados en océanos y en litorales marinos. Dentro de estas grandes categorías hay, por supuesto, gran

diversidad de hábitat, cada uno con su propio conjunto característico de organismos. Actualmente, se agrupan con el nombre de humedales todos los cuerpos de agua continentales, incluidas turberas, pantanos y cuerpos de agua artificiales, y los ambientes marinos hasta una profundidad de 6 metros con marea baja. Bajo esta categorización se distinguen 30 ambientes naturales y 9 artificiales.

Los ríos y los cursos de agua se caracterizan por el agua en continuo movimiento. Pueden comenzar como descargas de estanques o lagos -como escurrimientos de las aguas de deshielo-, como drenaje de áreas montañosas o pueden surgir de manantiales (flujo de agua subterránea que emerge del basamento impermeable). El tipo de seres vivos en un curso de agua está determinado en gran medida por la velocidad de la corriente. En los torrentes, la mayoría de los organismos vive en los rápidos, donde los pequeños organismos fotosintéticos -algas y musgos- se adhieren a la superficie de las rocas. Muchos insectos, tanto formas adultas como inmaduras, viven bajo las rocas y gravas de los rápidos. Hay abundante oxígeno y nutrientes arrastrados por el flujo de las aguas para los pequeños organismos adaptados a la correntada.

A medida que la corriente fluye, los rápidos son frecuentemente interrumpidos por remansos más tranquilos, donde se pueden acumular y descomponer materiales orgánicos. Pocas plantas pueden establecerse en los fondos movedizos de estos remansos, pero algunos invertebrados comúnmente se encuentran en o alrededor de ellas. Algunos organismos se mueven de un lado a otro entre los rápidos y los remansos.

A medida que los cursos de agua se ensanchan y se hacen más lentos, comienzan a asumir características de lagos y estanques. Estos pueden ser pequeños estanques hasta lagos muy grandes que cubren miles de kilómetros cuadrados. Contienen tres zonas distintas: litoral, limnética y profunda.



Algunos ambientes de agua dulce y sus habitantes.

Una laguna en las Montañas Pocono de Pennsylvania cubierta de lirios acuáticos (ranúnculos).



Una garza azul (Ardea herodias) con una perca recién capturada.



Una rata almizclera.

Los océanos cubren casi tres cuartas partes de la superficie de la Tierra. La vida se extiende hasta sus zonas más profundas, pero los organismos fotosintéticos se limitan a las zonas superiores iluminadas. El mar tiene una profundidad media de más de 3 km y, excepto por una fracción relativamente pequeña de la superficie, es oscuro y frío. Por consiguiente, la mayor parte de su volumen es habitado por bacterias, hongos y animales, y no por plantas.



Algunos habitantes del océano.

Una muestra de fitoplancton vivo. La mayoría de estos organismos son diatomeas.



El zooplancton, los consumidores primarios del mar, se alimentan de fitoplancton.

Los organismos planctónicos forman la base de las tramas tróficas en la división pelágica del mar.



Un cardumen de peces chucletos, conocidos como peces de flancos plateados.



Una medusa del hidrozoo Gonionemus vertens.

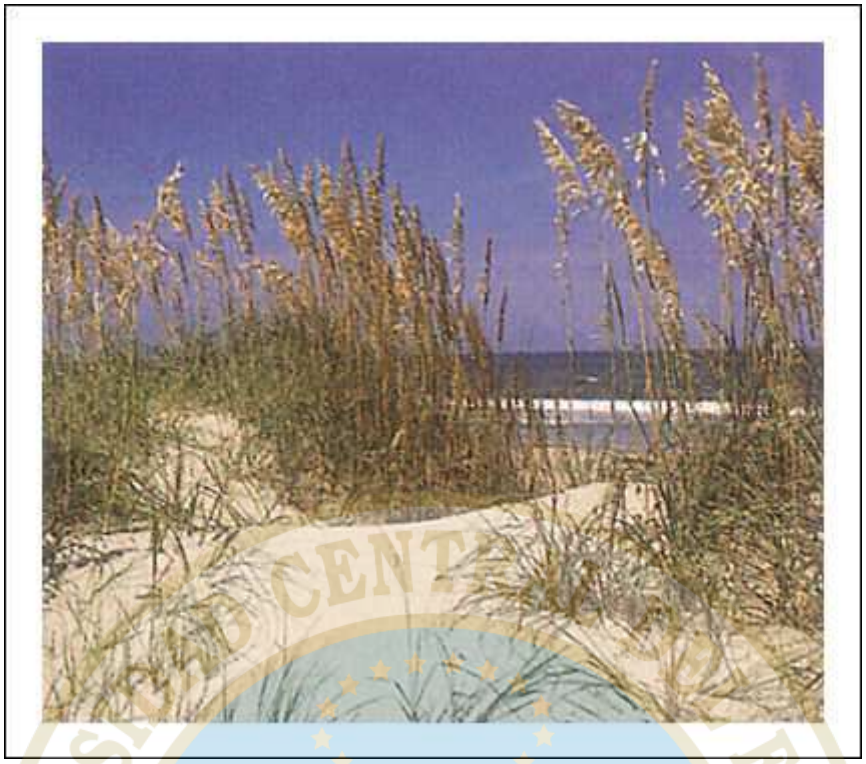
El agua de mar absorbe la luz rápidamente. Aun en agua transparente, menos del 40% de la luz alcanza una profundidad de un metro, y menos del 1% penetra más allá de los 50 metros. Primero son absorbidas las longitudes de onda roja, anaranjada y amarilla, de modo que sólo las longitudes de onda más cortas, la azul y la verde, penetran profundamente. Así, por debajo de profundidades de pocos metros sólo pueden crecer los organismos fotosintéticos capaces de utilizar esa franja del espectro electromagnético. Hay dos divisiones principales de vida en el océano abierto: la pelágica (de flotación libre) y la bentónica (habitante del fondo).

Las principales corrientes oceánicas, que son producidas por una combinación de los vientos y la rotación de la Tierra, afectan profundamente la vida de los océanos y alteran el clima a lo largo de sus costas. Estos patrones de circulación de agua mueven corrientes de agua cálida hacia el norte y hacia el sur del Ecuador.

Los bordes de los continentes se extienden de 10 a 20 km mar adentro. A lo largo de estos bordes, conocidos como plataformas continentales, llegan nutrientes lavados del suelo y la vida prolifera mucho más que en los mares abiertos. En latitudes templadas al borde del mar, donde los grandes productores primarios son las algas pardas, la productividad primaria neta es tan elevada como en la superficie terrestre.

La región litoral o costera se divide en tres tipos generales a lo largo de la mayoría de las costas de las zonas templadas: costas rocosas, arenosas y fangosas. Los organismos que viven en las costas rocosas, por ejemplo, en los rápidos de los torrentes, suelen tener adaptaciones especiales que les permiten adherirse a las rocas.

Las playas arenosas tienen menos habitantes porque las arenas están desplazándose continuamente. Sobre las playas arenosas crecen gramíneas que se extienden por medio de tallos subterráneos y son importantes para fijar las dunas.



Algunos ejemplos de vida en la orilla del mar.

La avena de mar (Uniola paniculata), una gramínea común en las dunas de las playas de la Costa Atlántica.



Una colonia de elefantes marinos en época reproductiva en las costas patagónicas de la Argentina.



Entre los habitantes de esta pileta de marea se encuentran algas yodadas, anémonas y estrellas de mar.



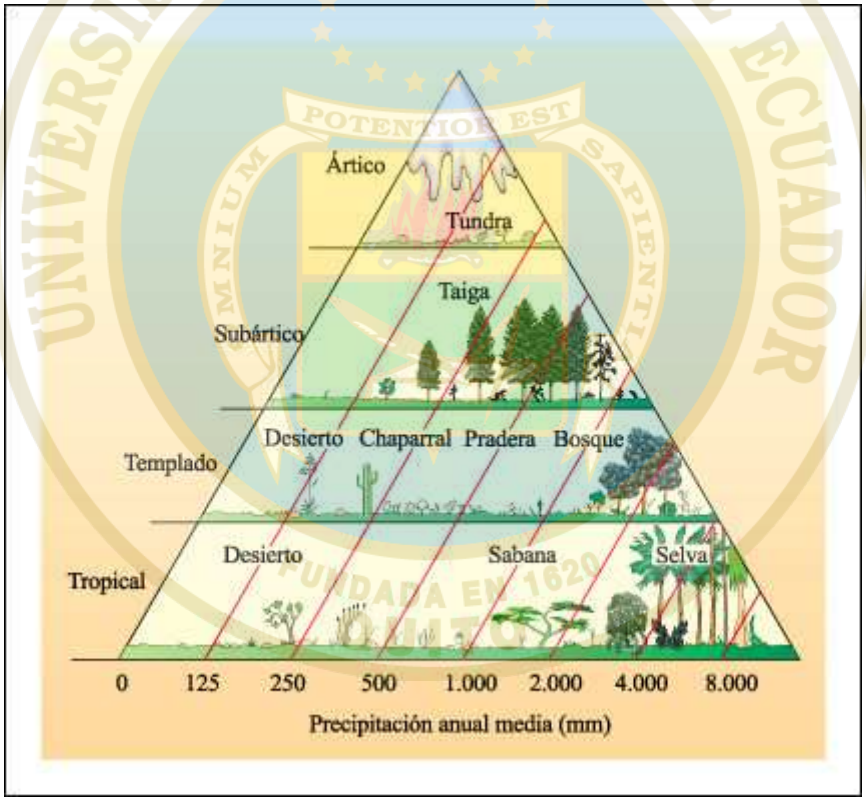
Una garceta nívea en una marisma salada en Nueva Jersey durante el otoño.

El bajo cenagoso, si bien no es tan rico ni tan diverso en especies como la costa rocosa, alberga muchos animales que viven no sólo sobre la superficie, sino también por debajo.

Llegan a contarse decenas de miles de individuos por m3. Los bajos cenagosos, las marismas y los estuarios (las áreas donde el agua dulce de los arroyos y los ríos desemboca en el mar) son áreas receptoras de un flujo constante de nutrientes drenados de la tierra y, por lo tanto, son extremadamente ricos en vida vegetal y animal. Funcionan como lugares de desove y de cría para muchas formas de vida marina, incluyendo peces y crustáceos comercialmente importantes. En los trópicos y subtrópicos, las selvas de manglares son importantes comunidades de zona de mareas que sirven como sitios de desove para organismos marinos y de exportación de minerales y nutrientes. Los bajos cenagosos, las marismas saladas y los manglares, aunque no son aptos para la agricultura y la industria maderera, no se libran de la destrucción dado que frecuentemente se los destina al turismo y a otras actividades comerciales, y cada año se rellenan y pavimentan miles de km2. Su protección es de especial importancia por su papel en la nutrición de la vida oceánica.

La vida en tierra firme

Los patrones característicos de la vida en la tierra firme están determinados principalmente por factores físicos. La temperatura y las precipitaciones tienen consecuencias inmediatas para los organismos terrestres.



Formas de vida vegetal en las distintas regiones de la biosfera.

Los principales determinantes de las formas de vida vegetal en las distintas regiones de la biosfera son la temperatura, que disminuye al aumentar la latitud, y las precipitaciones.

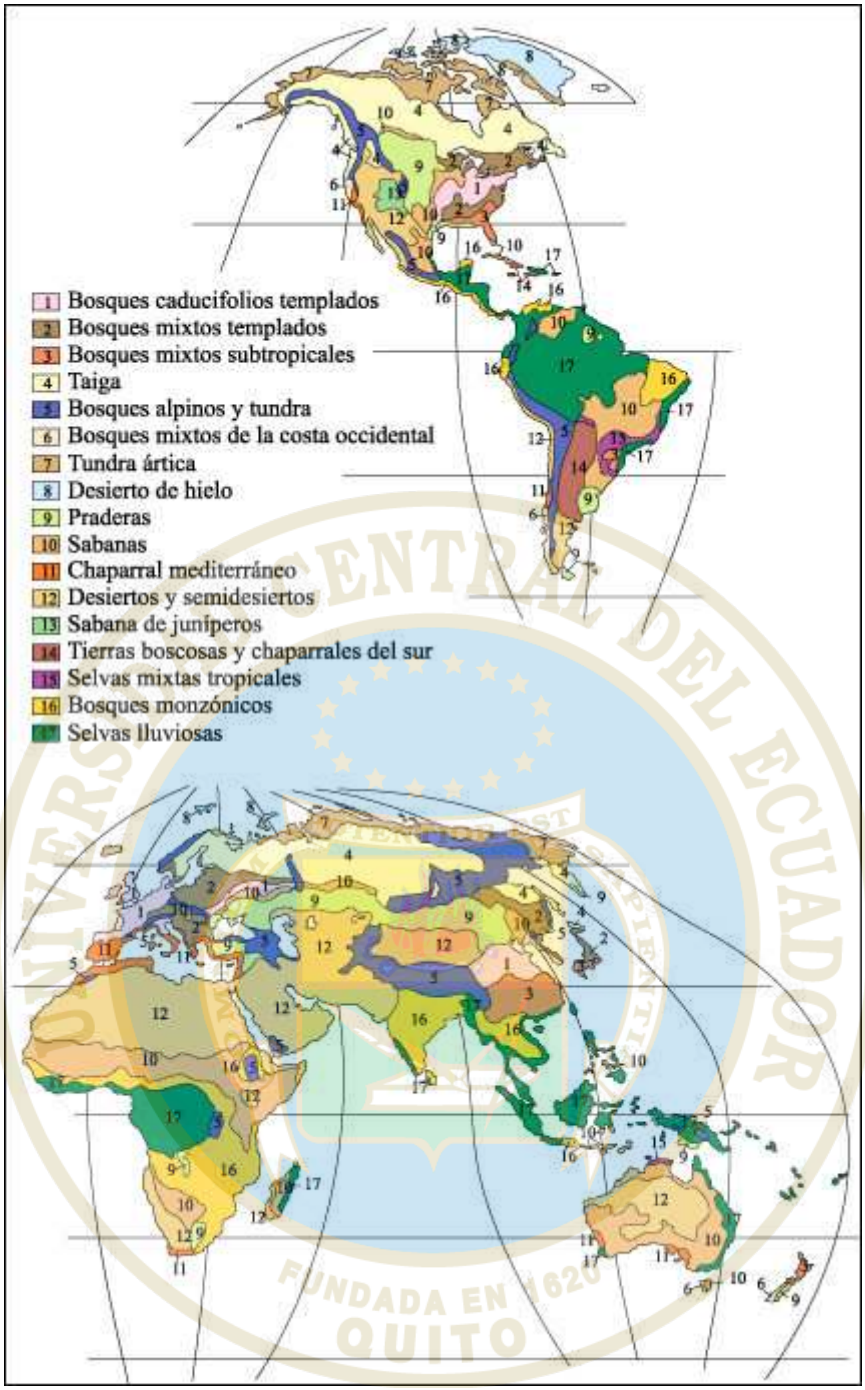
La composición de minerales de la superficie terrestre es un factor fundamental en el crecimiento de las plantas y de otros organismos vivos y las cadenas de montañas de los continentes determinan en gran medida la distribución de las precipitaciones.

La temperatura media de la atmósfera varía con la latitud y con la altura. Esto tiene consecuencias importantes para la distribución de los organismos terrestres.

Distribución de especies según la latitud y según la altura.

En el Hemisferio Norte podemos experimentar una secuencia similar de vida vegetal dominante y su vida animal asociada ya sea viajando hacia el norte durante cientos de kilómetros, o bien ascendiendo a una montaña. Para experimentar una secuencia semejante en el Hemisferio Sur, podríamos ascender a una montaña. Sin embargo, viajando simplemente hacia el sur nunca encontraremos la vegetación correspondiente a la taiga y a la tundra del Hemisferio Norte.

La superficie de la Tierra se puede dividir en áreas geográficas diferenciadas por su vegetación características. Por ejemplo, cada continente tiene desiertos, praderas y bosques caducifolios. Estas categorías de vida vegetal característica se llaman biomas.



Biomas del mundo.

La información de estos mapas y las referencias que los acompañan fueron suministradas par A.W. Küchler, de la Universidad de Kansas, EEUU, una de las principales autoridades en el tema de la distribución de biomas. Dada la cobertura global de los mapas, la escala es relativamente pequeña y el contenido es general. Los distintos biomas no siempre son uniformes y todos incluyen considerables variaciones de vegetación. Los límites entre los biomas pueden ser marcados, pero frecuentemente son difusos y están formados por zonas anchas de transición entre un tipo de vegetación y otra.

Un bioma es una clase o una categoría, no un lugar. El concepto de bioma enfatiza una verdad importante: donde el clima es el mismo, los organismos también son

muy similares, aunque no estén genéticamente relacionados y se encuentren muy distantes por su historia evolutiva. Los organismos de un mismo bioma, pero de áreas geográficamente separadas, proporcionan muchos ejemplos de evolución convergente.

Los bosques templados caducifolios ocupan áreas donde hay una estación cálida de crecimiento regular con precipitaciones moderadas, seguida de un período más frío. La caída de las hojas en los bosques caducifolios resultó, evolutivamente, una ventaja, ya que representa una protección contra la estación desfavorable.

En los bosques caducifolios hay hasta cuatro estratos: 1) El estrato arbóreo, 2) el estrato arbustivo, 3) el estrato herbáceo y 4) el estrato basal. El suelo también suele estar cubierto con un mantillo de hojarasca.

Los árboles dominantes de los bosques templados varían de una región a otra, dependiendo principalmente de las precipitaciones locales.



Bosque de hayas y arces en Michigan, fotografiado en la primavera. El piso del bosque está tapizado con un trillium de flores grandes (Trillium grandiflorum).



Un bosque de hayas y arces en otoño.



Los consumidores primarios del bosque incluyen: ardillas estriadas y



un ciervo de Virginia



Este zorro colorado, que acaba de matar a un conejo de rabo de algodón, es un consumidor secundario.

Todos estos organismos son habitantes comunes del bosque caducifolio de América del Norte.

Los bosques templados mantienen una abundante vida animal. Los mamíferos más pequeños viven principalmente de nueces y otros frutos, de hongos e insectos. Los mamíferos mayores se alimentan de esos mamíferos más pequeños. Los herbívoros viven principalmente en las márgenes de los bosques, donde ramonean arbustos y plántulas.

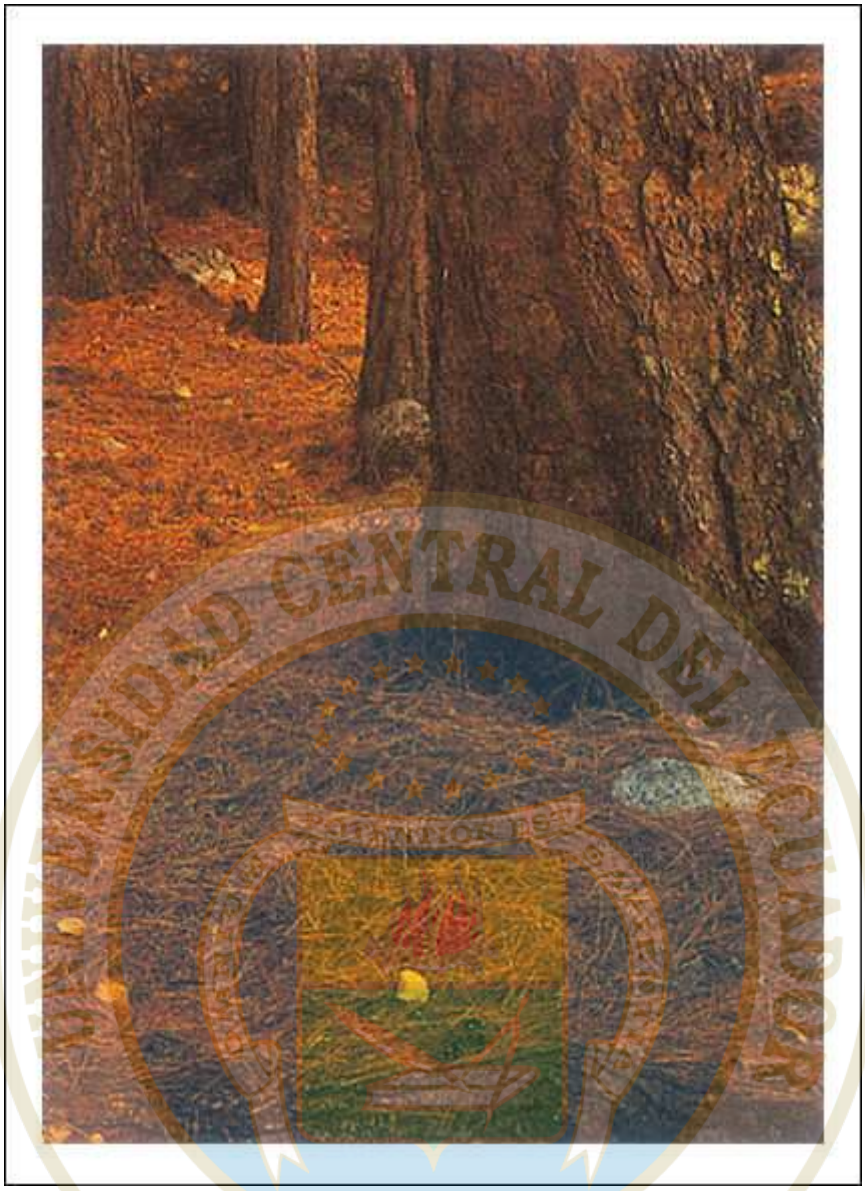
Por debajo del estrato basal se encuentra, a menudo, una capa superior del suelo rica en materia orgánica, compuesta principalmente de hojas y otras partes vegetales en descomposición y con una vida muy activa: insectos y otros animales en putrefacción, bacterias, protistas, hongos, gusanos y artrópodos que viven de esta materia orgánica. Las raíces de las plantas penetran en el suelo hasta grandes profundidades y le añaden materia orgánica cuando mueren. Los artrópodos carnívoros llevan fragmentos de sus presas a profundidades considerables en el suelo. Las miríadas de canales que dejan las raíces muertas, los hongos, las lombrices de tierra y otros pequeños animales que habitan el bosque convierten al suelo en una esponja que retiene el agua y los nutrientes. Las tierras donde existieron bosques caducifolios suelen ser buenas para la agricultura; por esa razón, sólo se conservan donde el relieve impide el uso agrícola.

Los biomas de bosques de coníferas incluyen la taiga, los bosques alpinos y los bosques mixtos de la costa oeste que se encuentran a lo largo de zonas litorales de Chile y California.



Bosques de coníferas de América del Norte.

Los bosques de coníferas de América del Norte incluyen la taiga, los bosques alpinos y el bosque mixto de la costa occidental. a) Un bosque de coníferas de pino blanco y píceas fotografiados cerca del limite con Canadá.



El piso de un bosque de coníferas virgen del norte, tapizado con agujas de pino rojo.

La degradación es más lenta que en los pisos del bosque caducifolio más cálidos y húmedos, y la sombra proyectada por los árboles maduros es tan densa que no hay más estratos vegetales a nivel del suelo. Los bosques de coníferas sostienen mucha vida animal, que incluye, entre otros, al ciervo de cola negra.



Ciervo de cola negra.

Donde el clima es demasiado frío y los inviernos demasiado prolongados aun para las coníferas, los bosques de coníferas ceden paso gradualmente a la tundra. Se encuentra una vegetación similar por encima del límite de árboles en la alta montaña. Su rasgo más característico es la capa de suelo permanentemente helada, llamada permafrost. Durante el verano, el suelo se descongela sólo hasta unos pocos centímetros de profundidad y se torna húmedo y pastoso. En el invierno se congela nuevamente. Este proceso de congelación y descongelación que rasga y aplasta las raíces mantiene a las plantas pequeñas y raquíticas. Los vientos desecantes y abrasivos del invierno, con su carga de nieve, reducen todavía más el crecimiento de las plantas de la tundra. La vegetación, sin árboles, está dominada por gramíneas, juncos y ciperáceas y por arbustos leñosos. Debajo de estos hay un estrato bien desarrollado de musgos y líquenes. Todas las plantas con flor son perennes. En muchas áreas de la tundra, la estación de crecimiento dura menos de dos meses.



Tundra de América del Norte en un largo día ártico.

Esta hoya formada por un trozo de hielo de un ventisquero constituye un panorama habitual.



La golondrina ártica.

Las golondrinas pasan el invierno en el Antártico siguiendo rutas de emigración de 13.000 a 18.000 km. Tres meses después de la eclosión, la prole está lista para emigrar.

Los animales de mayor tamaño de la tundra ártica son el buey almizclero, el caribú de América del Norte y el reno europeo. Los lemings (pequeños roedores de cola corta) y la perdiz de las nieves son los herbívoros de la tundra. El zorro blanco y el búho nival del Ártico son los depredadores principales, que se alimentan fundamentalmente de lemings. Durante el breve verano ártico, aparecen insectos en gran número y las aves migratorias aprovechan esa abundancia y los largos períodos de luz para alimentar a sus crías.

Las praderas y las estepas, que son áreas de transición entre los bosques templados y los desiertos, se encuentran habitualmente en las áreas interiores de los continentes. Se caracterizan por un relieve ondulado a llano, estaciones con alternancias más o menos marcadas calurosas-frías o húmedas-secas, sequías periódicas e incendios espontáneos. Incluyen las planicies y praderas de América del Norte, las estepas de la ex Unión Soviética, el "veld" de África del Sur y las pampas de Argentina.



Las praderas de América del Norte incluyen grandes regiones de praderas templadas y de sabana: Un día de junio en una pradera de gramíneas altas en Dakota del Norte.

El monte de álamo americano que está junto al arroyo en la fotografía anterior es característico de este bioma. Está formándose una tormenta en el horizonte.



Una pradera de gramíneas bajas con bisontes pastando, fotografiada en Sage Creek Wilderness, Parque National Badlands, en Dakota del Sur.



Entre otros animales nativos de las praderas está el perro de la pradera de cola blanca.

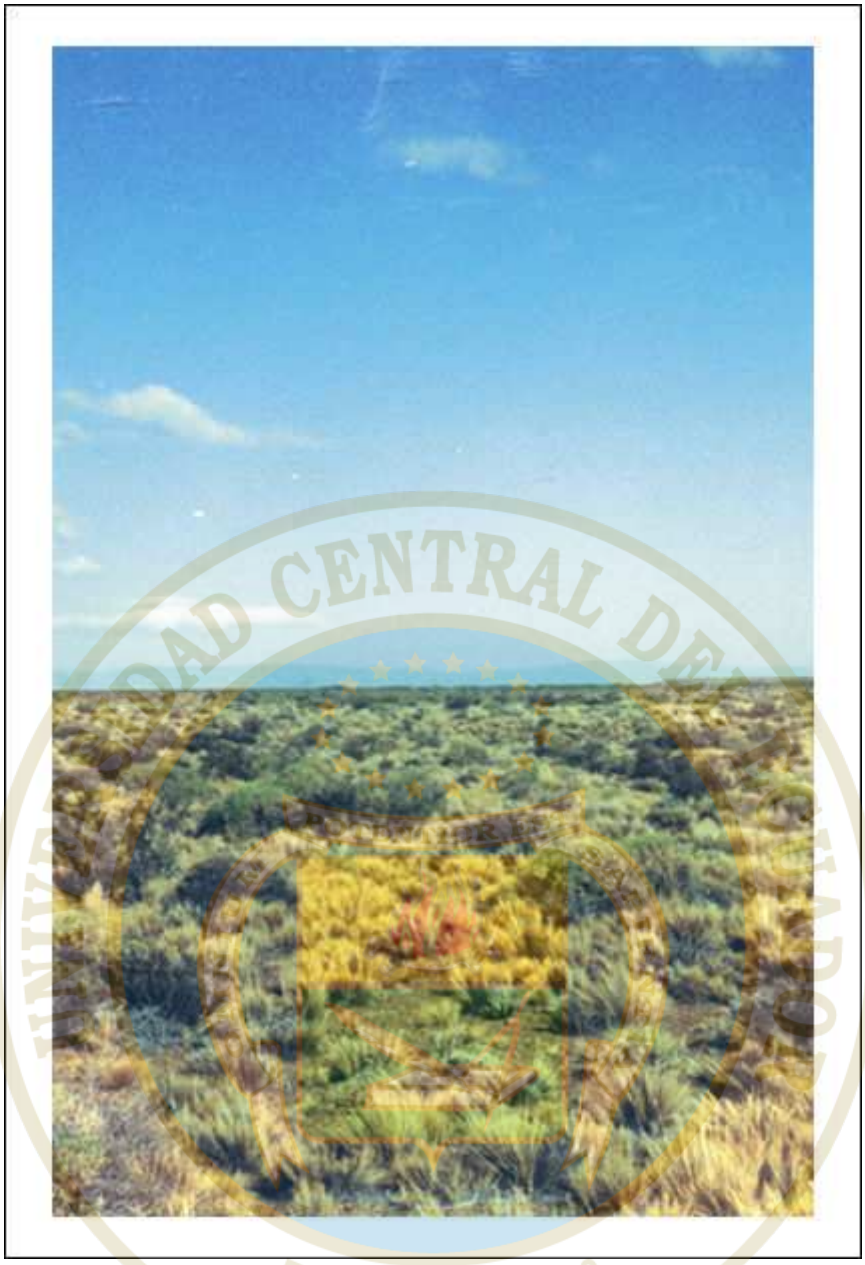


Ratonero o búho de espalda roja y su presa, una culebra jarretera.

Las estepas se diferencian de las praderas por presentar una definida estación seca. Las gramíneas constituyen la vegetación principal en forma de matas o céspedes, mezcladas frecuentemente con leguminosas y numerosas plantas anuales.

Las pampas argentinas presentan un gradiente semejante este-oeste, con importancia creciente de la estación seca. Los incendios periódicos espontáneos contribuyen a mantener las características de las praderas, pues destruyen las plántulas de árboles y evitan que éstos se desarrollen.

Al sur de América del Sur, en la Patagonia, donde no llega la humedad del Pacífico, hay un desierto seco y frío, que es la continuación hacia el sur del desierto de alta montaña que se encuentra en los faldeos y altiplanicies orientales de los Andes, a la altura del Trópico de Capricornio. Es un paisaje de extensas planicies y mesetas bajas donde el suelo no se congela en forma permanente, pero en invierno queda cubierto por la nieve. En verano, el clima es templado y seco. Allí crece una estepa donde alternan matas de gramíneas duras con arbustos leñosos en forma de domo o cojín. Esta vegetación arbustiva es achaparrada con predominancia de especies perennes de hojas pequeñas y coriáceas y de colores verde oscuro, grisáceos o negruzcos, con sistemas radicales muy extensos y profundos. Dejan entre sí grandes espacios de suelo desnudo en las regiones más secas.



Arbustos en cojín de 50-80 cm de altura, predominantes en la estepa Patagónica templado-fría.

Las precipitaciones, muy irregulares, no superan los 200 mm. La producción primaria está limitada por la escasez de precipitaciones, circunstancia que favorece al crecimiento de arbustos en relación con pastos.

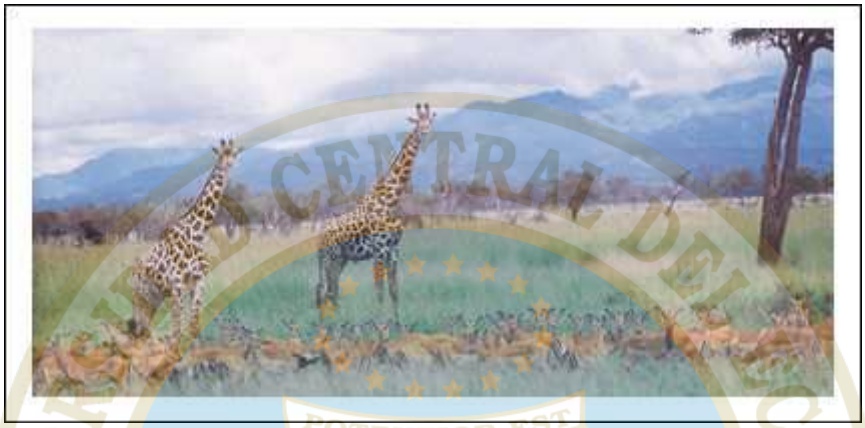
La fauna original de este bioma eran mamíferos y aves bien adaptados a esas duras condiciones. Un siglo de explotación ovina extensiva dio por resultado un avanzado proceso erosivo y considerables caídas de productividad en toda la región.

Las sabanas son praderas tropicales con manchones de árboles dispersos. La transición del bosque abierto con un suelo tapiz de gramíneas a la sabana es gradual y está determinada por la duración y severidad de la estación seca y, frecuentemente, por el fuego y por el pastoreo y ramoneo de los animales.

En la sabana, la competencia crítica es por el agua, en la cual las gramíneas resultan favorecidas.

Durante las estaciones secas, las partes aéreas de las matas mueren, pero las raíces profundas son capaces de sobrevivir hasta muchos meses de sequía. El equilibrio entre las plantas leñosas y las gramíneas es delicado. Si disminuyen las lluvias, los árboles mueren. Si aumentan las lluvias, aumenta la cantidad de árboles, sombrean a las gramíneas, y éstas, a su vez, tienden a desaparecer. Si hay un pastoreo excesivo de gramíneas, queda un excedente de agua en el suelo que incrementa el número de plantas leñosas y la pradera habitualmente desaparece.

Las sabanas mejor conocidas son las de África, habitadas por el grupo de grandes herbívoros más abundante y diverso del mundo.

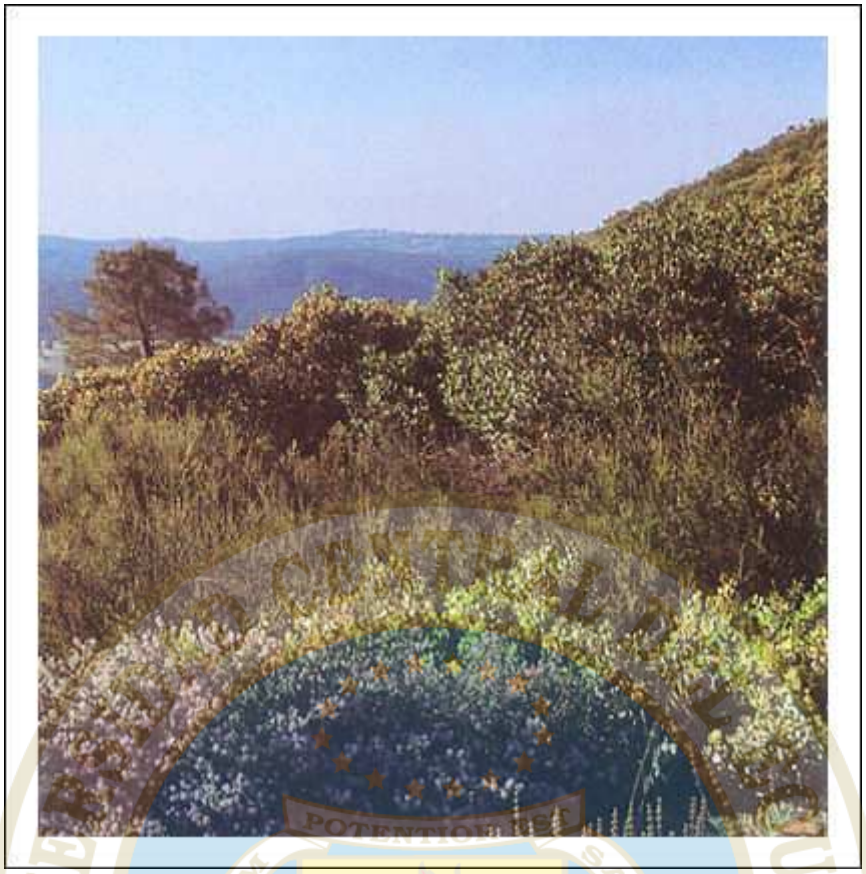


Una sabana de África Oriental.

Las jirafas están rodeadas por una manada de impalas. Los árboles al fondo son acacias.

Otro ejemplo es la ancha banda transicional que rodea a la región de las pampas, donde la estepa graminosa se va poblando de bosquecillos y leguminosas leñosas con forma de parasol. El paisaje vegetal recuerda a la sabana africana pero los herbívoros, mucho menos abundantes, son medianos o pequeños.

El matorral mediterráneo, que se encuentra en la costa meridional de California y de España, África del Sur y parte de la costa de Australia, está dominado por arbolitos o, más frecuentemente, por arbustos espinosos de hojas anchas, gruesas y persistentes.



El matorral mediterráneo, o chaparral, de América del Norte.

La vegetación de arbustos que caracteriza al chaparral crece como una mata densa a los pies de las montañas de California del Sur. Es el resultado de veranos largos y secos durante los cuales gran parte de la vida vegetal está semilatente, seguida por una estación fría y lluviosa. El nombre proviene de chaparro, la palabra indígena utilizada para el roble chaparro, que es uno de los componentes más notables del chaparral. La palabra chaparajos, las polainas de cuero que utilizan los vaqueros que transitan a través de este campo denso y seco, tienen la misma derivación.



Un cacomisel norteamericano o gato de cola anillada, habitante común del chaparral.



Chaparral mediterráneo o garriga en la costa de Corfú, Grecia.

Nótese la piedra caliza sobre la cual crecen las plantas en la fotografía anterior, característica de gran parte del litoral mediterráneo y de las islas que se encuentran en este mar.

El ciervo de cola negra vive en el chaparral de América del Norte durante la primavera, migrando a regiones más frescas durante el verano. Muchos de los vertebrados permanentes son pequeños y de colores poco llamativos, que se confunden con la monótona vegetación.

Los grandes desiertos del mundo están situados a latitudes de aproximadamente 30o, tanto al norte como al sur, y se extienden hacia los polos en el interior de los continentes. Están en áreas de aire cálido, descendente y, en consecuencia, reciben pocas lluvias. El Sahara, que se extiende ininterrumpidamente desde la costa atlántica de África hasta la Península Arábiga, es el desierto más extenso del mundo y se está expandiendo en sus límites meridionales. Este incremento se debe, en gran parte, a una intensificación del pastoreo por los animales domésticos en las márgenes del desierto, que acentúa los efectos de una pulsación climática de extrema sequía de larga duración.

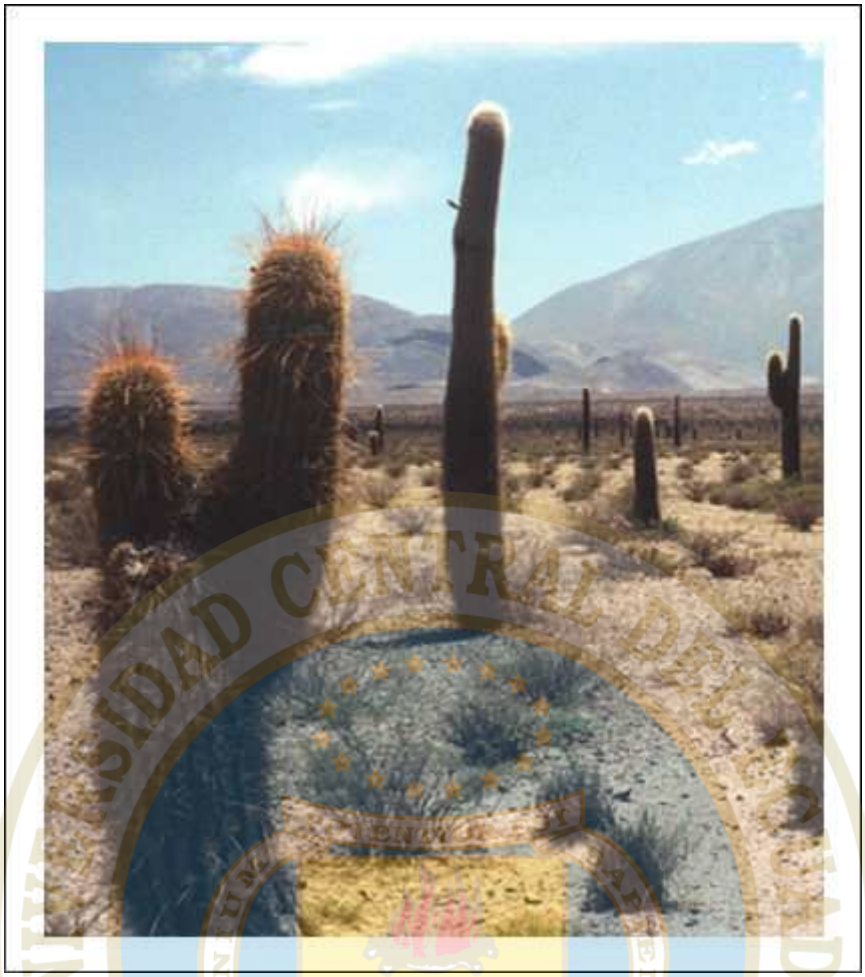
Las regiones desérticas se caracterizan por tener menos de 25 cm de lluvia anual. Dado que el aire contiene poco vapor de agua capaz de moderar la temperatura, las noches suelen ser extremadamente frías.

Muchas plantas de desierto son anuales y pasan de semilla a flor y nuevamente a semilla en los períodos en que disponen de agua; durante las breves estaciones de crecimiento, el desierto puede estar tapizado de flores.

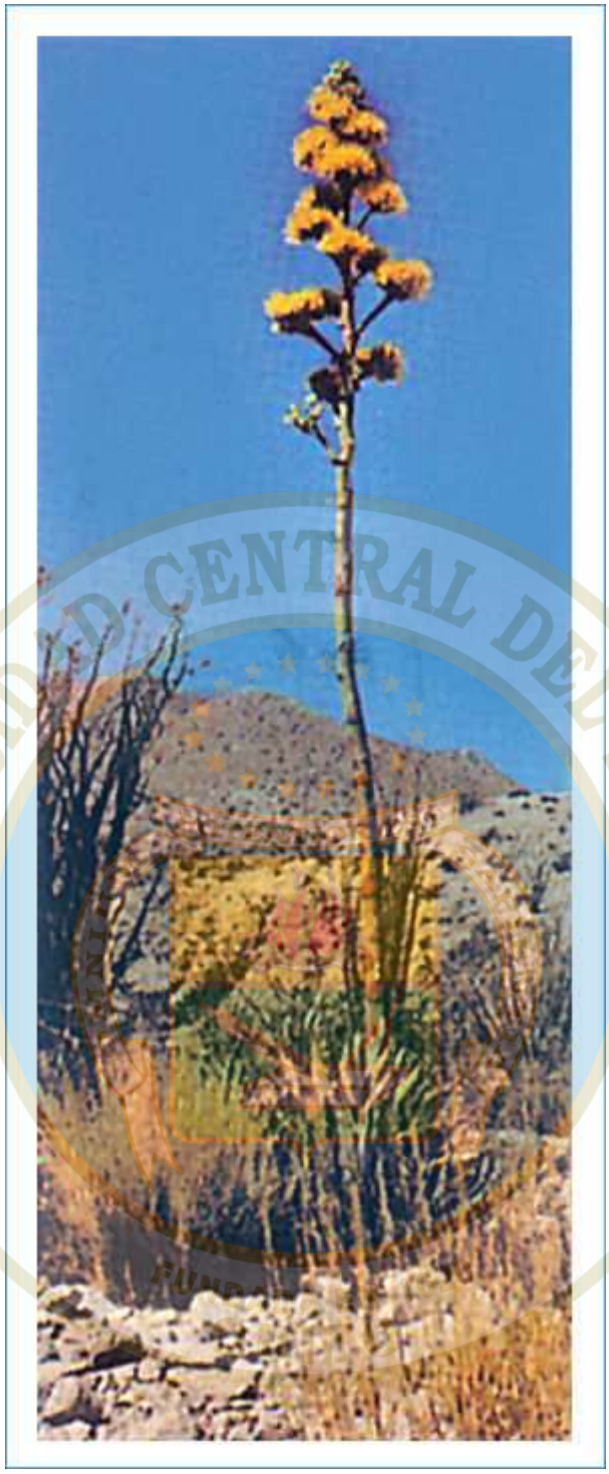


El desierto de Sonora se extiende desde el sur de California al oeste de Arizona y se introduce en México.

Una planta dominante del desierto de Sonora, el cacto saguaro gigante frecuentemente tiene hasta 15 metros de altura, con una extensa trama de raíces superficiales. Almacena el agua en su grueso tallo que se expande, como un acordeón, después de una lluvia



Otro desierto de cactos en el noroeste de Argentina, con varios géneros en común con los de Sonora.

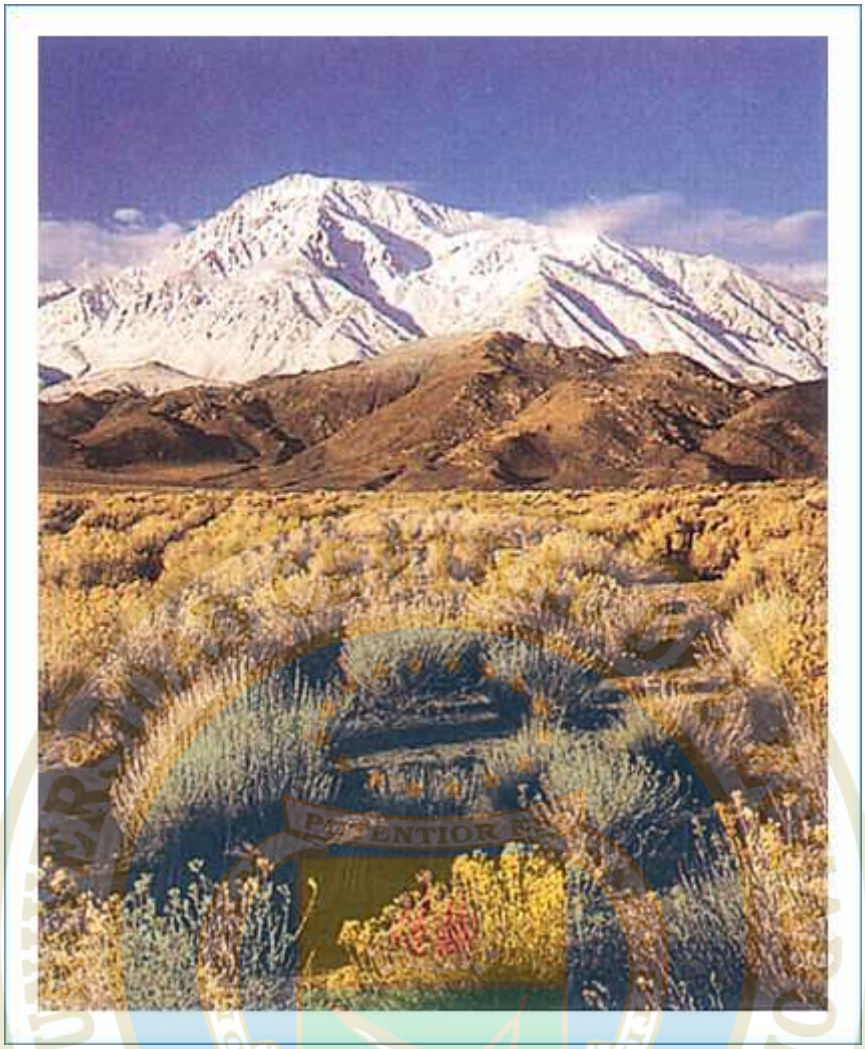


Hacia el este de Sonora, está el desierto de Chihuahua, una de cuyas principales plantas es el agave, o pita, una monocotiledónea.



Al norte del desierto de Sonora se encuentra el de Mojave, cuya planta característica es el árbol de Josué, una yuca.

Esta planta de yuca recibió su nombre de los primitivos colonos mormones, que pensaron que su forma extraña se asemejaba a un patriarca barbado gesticulando en una oración. El desierto de Mojave contiene al Valle de la Muerte, el punto más bajo del continente (90 m por debajo del nivel del mar), a sólo 130 km del Monte Whitney, cuya altura es superior a los 4.000 metros. El Mojave se fusiona con el desierto de la Gran Cuenca, desierto frío limitado por la Sierra Nevada al oeste y las Montañas Rocosas al este. Es el más grande y desolado de los desiertos norteamericanos.



La planta dominante es la artemisia, que se muestra aquí y que tiene como fondo las montañas de Sierra Nevada cubiertas de nieve.



La sabana de juníperos es un bioma frío de altura, que recibe su nombre de la especie vegetal dominante, Juniperus osteosperma.

Las adaptaciones en la morfología y fisiología son numerosas: muchas de las plantas perennes son suculentas; algunas dejan caer sus hojas en las estaciones

secas; otras tienen hojas pequeñas, coriáceas, que conservan el agua; y otras, como los cactos, tienen hojas modificadas, en forma de espinas duras y secas.

Los animales que viven en el desierto también están especialmente adaptados a este clima extremo. Presentan por ejemplo cubiertas externas impermeables y excresiones secas. Muchos mamíferos del desierto son pequeños y nocturnos y obtienen la poca agua que necesitan del alimento vegetal.



Habitantes de los desiertos de América del Norte: Un correcaminos se muestra aquí descansando en el momento más caluroso del día.



Un lagarto de collar. Los animales comunes en los desiertos de América del Norte incluyen a la rata canguro y al lagarto cornudo.

En la zona ecuatorial, donde se encuentra la mayoría de las selvas tropicales del mundo, la temperatura media diaria es la misma durante todo el año y la duración del día varía en menos de una hora. En cambio, las precipitaciones son frecuentemente estacionales y las variaciones en el total de lluvia caída de un área a otra también son causadas por la acción de las montañas sobre la distribución de la lluvia. En las regiones donde alternan una estación húmeda y una seca, aparecen los bosques tropicales mixtos y los bosques monzónicos; estos bosques están

dominados por árboles que pierden sus hojas durante las estaciones secas. Donde las precipitaciones son abundantes durante todo el año, aparece la selva lluviosa tropical, el más complejo de todos los ecosistemas.

La definición clásica de la selva lluviosa tropical es la de un bosque higrófilo multiestratificado siempreverde de latifoliadas (especies de hojas anchas), de 30 metros de altura por lo menos, rico en lianas y en epífitas herbáceas y leñosas. Otras definiciones fijan un umbral mínimo de 10 cm de lluvia mensual todos los meses, una temperatura media anual de 24º C y ausencia total de heladas. El caudal de lluvia anual oscila entre 200 y 400 cm, y un mes con menos de 10 cm de lluvia se considera relativamente seco. Aunque cubren sólo el 6 a 7% de la superficie terrestre, estas selvas contienen probablemente más del 50%, y quizás hasta el 90% del total de especies del planeta. Pueden contarse hasta 100 especies distintas de árboles en una hectárea, pero cada especie puede estar representada por un solo ejemplar.



Liana en la selva lluviosa tropical.

Lianas, como esta pasionaria polinizada por un colibrí, son abundantes en la selva lluviosa tropical.



La diversidad de árboles en la selva, que puede alcanzar a varios cientos de especies por hectárea, se revela cuando florece alguno, como este guayacán de Panamá.



Un árbol con raíces tabulares en la selva lluviosa de Guatemala.



Animales de la selva lluviosa tropical: Una mariposa Anartia amathea, fotografiada en el Ecuador.



Un saltamontes colombiano de cabeza cónica.



Un periquito de buche anaranjado de Panamá.



Una víbora arbórea verde, fotografiada en una selva de Malasia.



Monos ardilla en la bóveda de la selva amazónica.

La competencia crítica entre las plantas de la selva tropical es por la luz. Aproximadamente el 70% de todas las especies vegetales son árboles. El estrato arbóreo superior consiste en gigantes solitarios de 50 a 60 metros de altura. Un estrato más bajo forma un dosel continuo de árboles peculiarmente semejantes en aspecto. Sus troncos son habitualmente delgados y se ramifican sólo cerca de la copa. Como resultado de la aglomeración, las copas están muy altas y son relativamente pequeñas. Las raíces no penetran mucho en el suelo permanentemente húmedo y los troncos suelen tener una base muy ancha (raíces tabulares) que les facilita el anclaje. Las hojas son grandes, coriáceas y de color

verde oscuro; la corteza es delgada y lisa y las flores frecuentemente son poco llamativas, de un color verdoso o blancuzco.

Las enredaderas leñosas o lianas son abundantes. También hay muchas epífitas, que son plantas que crecen sobre otras plantas, frecuentemente a gran altura sobre el suelo; germinan en las ramas de los árboles y obtienen agua del aire húmedo del dosel.. Diversas plantas tales como helechos, orquídeas, musgos y bromeliáceas, explotan este estilo de vida.

El área más abundante y diversamente poblada de la selva lluviosa tropical es el dosel. Hay una extraordinaria variedad de insectos, aves y otros animales, que incluyen a los mamíferos, que se han mudado allí junto con las enredaderas y las epífitas. Los principales herbívoros son las hormigas.
Poca luz alcanza el suelo de la selva y las escasas plantas que se encuentran están adaptadas a intensidades lumínicas muy bajas.

Las plantas también compiten por los nutrientes. La mayor parte del nitrógeno, fósforo, calcio y otros nutrientes se encuentran dentro de las plantas y no en el suelo, y los árboles que almacenan más eficientemente estos nutrientes pueden resultar los vencedores en la competencia por la luz. Los ciclos de los nutrientes son estrictos y el recambio es rápido. Casi no hay acumulación de mantillo u hojarasca como el que encontramos en los bosques templados: la descomposición es demasiado rápida. Todo lo que llega al suelo desaparece casi inmediatamente - es transportado, consumido o descompuesto a gran velocidad-. En consecuencia, los suelos de estas selvas son relativamente estériles.

El producto de mayor valor económico que se extrae de las selvas es la madera. Pero no es el único: se extraen también frutos, caucho, rattan, resinas y productos medicinales.. Más importantes que los productos son los servicios que prestan las selvas en la regulación climática regional, en la preservación de los suelos, en la regulación de torrentes, en la conservación de un incomparable e invalorable acervo de información genética y en el mantenimiento de la composición química de la atmósfera.

Una suscinta enumeración sobre los cambios introducidos por el hombre es la siguiente:

1. Reemplazos de ecosistemas naturales por agroecosistemas, urbanizaciones y embalses. La utilización de áreas para el cultivo, la implantación de bosques artificiales, la construcción de ciudades, complejos industriales y embalses, el mejoramiento varietal, la creciente industrialización, todo lo cual estamos habituados a percibir como progresos y avances de la humanidad avanzan a costa de la desaparición de ambientes naturales y especies silvestres.

2. Pérdidas parciales o totales de habitat y de ambientes por extracciones tales como deforestaciones, pastoreo, actividades de caza y de pesca en comunidades naturales. Las extracciones son procesos de retiro selectivo de productos o elementos del medio natural, sin aportar ningún otro en su reemplazo. Mientras la tasa de extracción no supere la tasa de reposición en cada sitio de explotación, el recurso seguirá siendo renovable y su explotación será sostenible en el tiempo.

3. Fragmentación de hábitat por carreteras o por expansión de áreas agrícolas, entre otras causas.

4. Contaminación de hábitat con petróleo, agroquímicos, ácidos, residuos sólidos, líquidos y gaseosos.

5. Contaminación biológica por introducción regional e intercontinental de especies exóticas mediante transporte, voluntario o inadvertido.

6. Introducción de especies mejoradas artificialmente, de sus enfermedades infecciosas y de sus plagas. Las especies domésticas animales y vegetales no sólo actúan desplazando físicamente a las silvestres de sus áreas naturales, sino también transmitiéndoles sus propias plagas y enfermedades y cruzándose con ellas. La introducción de organismos modificados mediante manipulaciones genéticas (OGM) modificará también las formas silvestres de la especie por hibridación en forma irreversible dado que cambiará su genotipo, con consecuencias aún desconocidas.

7. Combinaciones de varios de estos eventos, en particular, las producidas en épocas de guerra durante este siglo, con efectos devastadores no sólo sobre el hombre sino también sobre el medio natural.

El grado de estrés que esas actividades impongan sobre poblaciones y comunidades es sumamente variable. Por una parte, depende sin duda de la intensidad, de la amplitud territorial, de la duración del impacto antropógeno, de la existencia o no de una planificación de usos sustentables y de la adopción de medidas de mitigación. Por otra parte, también depende de la vulnerabilidad relativa de las poblaciones involucradas. Una alta vulnerabilidad natural se asocia, entre otros factores, con una distribución geográfica limitada, una distribución restringida del hábitat, un pequeño tamaño de la población local y un bajo potencial reproductivo, pero también intervienen otros aspectos de la historia evolutiva de la especie y aun de la comunidad en la que se encuentra, como el tipo de estrés al que hayan estado sometidas en etapas previas de su evolución histórica. La acción antrópica constituye una fuerza evolutiva de primera magnitud, si bien sus alcances sólo pueden intuirse, dada la escasez de información científica sobre la calidad y la magnitud de los impactos que produce. La acción antrópica se justifica en la necesidad de cubrir los crecientes requerimientos humanos. Lo que no tiene justificación aceptable es encarar cada actividad humana sobre la naturaleza como si los recursos de ésta fueran infinitos. Cada tecnología aplicada tiene, o puede tener si se la busca, una gama de alternativas de diverso grado y forma de impacto sobre la naturaleza.

La alternativa es el uso conservativo del ambiente, de forma que pueda seguir siendo utilizado en el largo plazo por generaciones futuras. Esa es la definición de uso sustentable. Es un desafío harto dificultoso: invita a solidarizarse con generaciones que no conoceremos, aun cuando no hayamos contado con tal solidaridad por parte de nuestros ancestros ni tengamos tendencia a exhibir demasiada solidaridad con miembros de nuestra propia generación.

GLOSARIO

abdomen
En los vertebrados, la porción del tronco que contiene los órganos viscerales, exceptuando el corazón y los pulmones; en los artrópodos, la porción posterior del cuerpo, constituida por segmentos similares y que contienen los órganos reproductores y parte del tubo digestivo.
Capítulos:
· 33: Características de los artrópodos

Abel, John (1857-1938)
Farmacólogo norteamericano.
Historia y epistemología:
· 1898. Aislamiento de una hormona

abscisión (Lat. ab, fuera y scissio, en división)
En las plantas, la caída de las hojas, flores, frutos o tallos al final de la estación de crecimiento como resultado de la formación de una zona que consiste en dos capas de células especializadas (la zona de abscisión).
Capítulos:
· 38: Hormonas y la regulación del crecimiento vegetal

absorción (Lat. absorbere, absorber)
Movimiento neto de agua y sustancias en ella disueltas hacia el interior de una célula, tejido u organismo.
acción capilar
El movimiento del agua o de cualquier líquido a lo largo de una superficie; resulta del efecto combinado de la cohesión y la adhesión.
Capítulos:
· 2: Consecuencias del puente de hidrógeno

aceptor de electrones
Sustancia que acepta o recibe electrones en una reacción de oxidación-reducción, reduciéndose en el proceso.
Capítulos:
· 8: Respiración
· 9. Reacciones que capturan energía

acetilcolina
Uno de los principales neurotransmisores responsable de la transmisión de impulsos nerviosos a través de la sinapsis. Participa en la unión neuromuscular, en el sistema nervioso autónomo y en diversas sinapsis del sistema nervioso central.
Capítulos:
· 47: Las sinapsis
· 48: Integración y control III: Percepción sensorial y respuesta motora
· 48: La respuesta a la estimulación sensorial: la contracción muscular

ácido (Lat. acidus, agrio)
Una sustancia que produce un incremento en el número de iones hidrógeno (H+) en una solución y una disminución en el número de iones hidrógeno (OH-); que tiene un pH inferior a 7; lo opuesto a una base.
Capítulos:
· 2: Agua
· 2: Ionización del agua: ácidos y bases

· 37: Factores que influyen en la nutrición de las plantas
· 45: Defensas no específicas

ácido abscísico (ABA) (Lat. ab fuera + scissio, en división)
Hormona vegetal que interviene activamente en la respuesta de las plantas a diversas condiciones de estrés.
Capítulos:
· 38: Hormonas y la regulación del crecimiento vegetal

ácido desoxirribonucleico (DNA)
El portador de la información genética en las células, compuesto por dos cadenas complementarias de nucleótidos enrolladas en una doble hélice, capaz deautorreplicarse y de dirigir la síntesis de RNA.
Capítulos:
· 3: Moléculas orgánicas
· 4: Las células: Introducción
· 5: Cómo están organizadas las células
· 10: Ciclo celular. División y Muerte de las células
· 11: Meiosis y reproducción sexual
· 14: El DNA, el Código Genético y su traducción
· 15: La genética molecular de los procariotas y de los virus bacterianos
· 16: DNA recombinante: Las Herramientas del Oficio
· 17: La genética molecular de los eucariotas
· 18: Conservación y evolución en los genes del desarrollo
· 19: Genética humana: Pasado, Presente y Futuro
· 21: Las bases genéticas de la evolución
· 26: La clasificación de los organismos
· 27: Procariotas y virus
· 29: Los hongos (fungi)
· 40: Algunos requerimientos nutricionales

ácido graso
Molécula formada por un grupo -COOH y una cadena hidrocarbonada larga. Los ácidos grasos son componentes de las grasas, aceites, fosfolípidos, glucolípidos y ceras.
Capítulos:
· 27: Morfología de las células bacterianas
· 38: Hormonas y la regulación del crecimiento vegetal
· 40: Energía y metabolismo I: digestión
· 40: El tubo digestivo de los vertebrados
· 40: Regulación de la glucosa sanguínea
· 40: Algunos requerimientos nutricionales
· 46: La glándula hipófisis

ácido nucleico
Macromolécula formada por nucleótidos. Los tipos principales son el ácido desoxirribonucleico (DNA) y el ácido ribonucleico (RNA).
Capítulos:
· 3: Nucleótidos y ácidos nucleicos
· 16: Localización de fragmentos específicos de DNA: hibridación
· 26: La clasificación de los organismos
· 27: Procariotas y virus

ácido ribonucleico (RNA)
Clase de ácidos nucleicos caracterizada por la presencia del azúcar ribosa y la pirimidina uracilo; incluye mRNA, tRNA y rRNA. El RNA es el material genético de

muchos virus.
Capítulos:
· 26: Sistemática molecular
· 27: La célula procariótica
· 51: Desarrollo del embrión humano
· 54: Ciclos biogeoquímicos

ácido úrico (Gr. ouron, orina)
Producto de desecho nitrogenado insoluble; es el principal producto excretado en las aves, reptiles e insectos.
Capítulos:
· 33: Características de los artrópodos
· 43: Regulación del medio químico
· 51: Desarrollo del embrión humano

acoplamiento quimiosmótico
El mecanismo por el cual se fosforila ADP a ATP en las mitocondrias y los cloroplastos. La energía liberada por los electrones que "descienden" por una cadena de transporte de electrones se usa para establecer un gradiente protónico a través de una membrana interna de la organela; cuando los protones fluyen posteriormente a favor de este gradiente electroquímico, la energía potencial liberada es capturada en los enlaces fosfato terminales del ATP.
Capítulos:
· 9. Reacciones que capturan energía

actina (Gr. aktis, un rayo)
Una proteína compuesta por subunidades globulares, que forma filamentos que se encuentran entre los componentes principales del citoesqueleto. También una de las dos proteínas principales del músculo (la otra es miosina), el constituyente principal de los filamentos delgados.
Capítulos:
· 10: Citocinesis
· 10: Apoptosis
· 39: Células y tejidos
· 48: La respuesta a la estimulación sensorial: la contracción muscular

adaptación (Lat. adaptare, acomodar)
l. Estado de encontrarse ajustado al ambiente como resultado de la selección natural. 2. Una peculiaridad de la estructura, fisiología o comportamiento que ayuda al organismo en su ambiente. 3. Adaptación fisiológica, proceso que puede ocurrir ya sea en el curso de la vida de un organismo individual -tal como la producción de más glóbulos rojos en respuesta a la exposición a grandes altitudes- o bien en una población, durante el curso de muchas generaciones.
Capítulos:
· 20: Evolución: Teoría y evidencia
· 22: La selección natural
· 24: La evolución de los homínidos
· 28: Autótrofos fotosintéticos
· 30: Las plantas
· 31: La diversidad de los animales
· 35: Las plantas con flores: Introducción
· 39: Funciones del organismo
· 53: Competencia
· 55: Biogeografía histórica

ADN
Abreviatura de ácido desoxirribonucleico.

adenosín difosfato (ADP)
Un nucleótido compuesto por adenina, ribosa y dos grupos fosfatos, formado por la eliminación de un fosfato de una molécula de ATP.
Capítulos:
· 7: El ATP
· 8: Un panorama general de la oxidación de la glucosa
· 8: Respiración
· 8: Rendimiento energético global
· 9: Las etapas de la fotosíntesis
· 3: Nucleótidos y ácidos nucleicos

adenosín monofosfato (AMP)
Un nucleótido compuesto por adenina, ribosa y un grupo fosfato; puede formarse por la eliminación de dos grupos fosfato de una molécula de ATP; en su forma cíclica funona como un "segundo mensajero" para varias hormonas y neurotransmisores de los vertebrados.
Capítulos:
· 3: Nucleótidos y ácidos nucleicos
· 7: El ATP

adenosín trifosfato (ATP)
El nucleótido que suministra la moneda corriente energética para el metabolismo celular; compuesto por adenina, ribosa y tres grupos fosfatos. Al hidrolizarse, el ATP pierde un grupo fosfato y un ion hidrógeno y se transforma en adenosina difosfato (ADP), liberando energía en el proceso. El ATP se forma a partir de ADP y fosfato inorgánico, en una reacción enzimática que atrapa energía liberada por el catabolismo o energía capturada en la fotosíntesis.
Capítulos:
· 3: Moléculas orgánicas
· 3: Nucleótidos y ácidos nucleicos
· 6: Transporte mediado por proteínas
· 7: El flujo de energía
· 7: El ATP
· 8: Glucólisis y respiración
· 8: Un panorama general de la oxidación de la glucosa
· 8: Respiración
· 8: Rendimiento energético global
· 9: Las etapas de la fotosíntesis
· 9. Reacciones que capturan energía
· 38: Respuestas táctiles
· 48: La respuesta a la estimulación sensorial: la contracción muscular
· 54: Ciclos biogeoquímicos

ADH
Abreviatura de hormona antidiurética.

adhesión (Lat. adhaerere, unirse a)
El mantener unidas moléculas de diferentes sustancias.
Capítulos:
· 5: Tamaño y forma celular
· 5: Límites celulares y subcelulares
· 39: Células y tejidos
· 51: Gastrulación y establecimiento del plan corporal

ADP
Abreviatura de adenosín difosfato.

adrenalina
Una hormona producida por la médula de la glándula suprarrenal que incrementa la concentración de azúcar en la sangre, eleva la presión sanguínea y la frecuencia cardíaca y aumenta la potencia muscular y la resistencia a la fatiga. Además funciona como neurotransmisor en algunas uniones sinápticas. También es llamada epinefrina.
Capítulos:
· 46: Las glándulas suprarrenales

adventicio (Lat. adventicius, suplementario, inusual)
Se refiere a una estructura que suplementa otras de similar función, como las raíces que se forman en la base de los tallos y cuya actividad se suma a la desplegada por las raíces originadas desde la semilla.
Capítulos:
· 38: Hormonas y la regulación del crecimiento vegetal

aerobio (Lat. aer, aire + bios, vida)
Cualquier proceso biológico que pueda ocurrir en presencia de oxígeno molecular (O_2).
Capítulos:
· 4: Procariotas y eucariotas

aferente (Lat. ad, cerca + ferre, llevar)
Que lleva hacia el interior de una parte central; se aplica a los nervios y a los vasos sanguíneos.
Capítulos:
· 47: Organización del sistema nervioso de los vertebrados

agar
Una sustancia gelatinosa preparada con ciertas algas rojas que se usa para solidificar medios nutritivos para el crecimiento de microorganismos.
Capítulos:
· 16: Aislamiento de fragmentos específicos de DNA
· 20: Evidencias del proceso evolutivo
· 38: Fototropismo y el descubrimiento de las hormonas vegetales

Agassiz, Louis R. (1807-1873)
Naturalista estadounidense nacido en Suiza, uno de los especialistas más competentes de su tiempo, tenía gran habilidad para despertar el interés del público por las ciencias naturales.
Historia y epistemología:
· 1812. El catastrofismo

aislamiento genético
La ausencia de intercambio genético entre poblaciones o especies como resultado de la separación geográfica o de mecanismos de preapareamiento o posapareamiento (anatómicos, fisiológicos o de comportamiento) que evitan la reproducción.
Capítulos:
· 23: El concepto de especie
· 26: ¿Qué es una especie?

alantoides (Gr. allant, salchicha)
Una de las cuatro membranas extraembrionarias que se forman durante el desarrollo de los reptiles, aves y mamíferos: Esta membrana acumula el material de desecho del metabolismo embrionario.
Capítulos:
· 51: La continuidad de la vida I: Desarrollo
· 51: Gastrulación y establecimiento del plan corporal
· 51: Desarrollo del embrión humano

alcalino
Se aplica a sustancias que aumentan el número de iones hidróxido (OH-) en una solución; que tiene un pH superior a 7; básico; opuesto a ácido.
Capítulos:
· 2: Agua

Alcmeón (520 a.C.)
Médico griego.
Historia y epistemología:
· Siglo VI a.C. Las disecciones

aldosterona (Gr. aldaino, hacer crecer + stereo, sólido)
Una hormona producida por la corteza suprarrenal, que afecta la concentración de iones en la sangre; estimula la reabsorción de sodio y la excreción de potasio por el riñón.
Capítulos:
· 46: Las glándulas suprarrenales

alelos (Gr. allelon, el uno del otro)
Dos o más formas diferentes de un gen. Los alelos ocupan la misma posición (locus) en los cromosomas homólogos y se separan uno de otro en la meiosis.
Capítulos:
· 12: En el jardín de un monasterio: el comienzo de la genética
· 13: Extensión de la genética mendeliana
· 13: Genes y cromosomas
· 19: Genética humana: Pasado, Presente y Futuro
· 21: Las bases genéticas de la evolución
· 22: La selección natural
· 25: El comportamiento animal
· 26: Sistemática molecular

alelo dominante
Alelo que se expresa dando el mismo fenotipo tanto cuando se encuentra en condición heterocigótica como homocigótica.
Capítulos:
· 12: Los principios de Mendel
· 13: Ampliando el concepto de gen

alelo recesivo (Lat. recedere, retroceder)
Alelo cuyo efecto fenotípico está enmascarado en el heterocigoto por el de otro alelo dominante.
Capítulos:
· 12: Los principios de Mendel
· 13: Genes y cromosomas
· 13: Ampliando el concepto de gen
· 21: Preservación y promoción de la variabilidad

alga
Organismo eucariótico fotosintético, unicelular o multicelular simple.
Capítulos:
· 28: Protistas que presentan especies autótrofas y heterótrofas
· 30: El origen de las plantas superiores
· 34: Phylum Chordata (cordados): los vertebrados

almidón
Grupo de carbohidratos complejos e insolubles que constituyen la principal sustancia almacenadora de alimento en las plantas; compuesto por mil o más unidades de glucosa y fácilmente degradado por enzimas en estas unidades.
Capítulos:
· 29: Características de los hongos
· 30: El origen de las plantas superiores
· 38: Hormonas y la regulación del crecimiento vegetal
· 40: El tubo digestivo de los vertebrados
· 40: Problemas nutricionales

alternancia de generaciones
Un ciclo de vida sexual en el que una fase haploide (n) alterna con una fase diploide (2n). El gametofito (n) produce gametos (n) por mitosis. La fusión de los gametos resulta en la formación de un cigoto (2n). Cada cigoto desarrolla un esporofito (2n) que -por meiosis- forma esporas haploides (n). Cada espora haploide forma un gametofito nuevo, completando así el ciclo.
Capítulos:
· 11: La meiosis ocurre en distintos tipos de ciclos vitales

Altman, Sidney (nació en 1939)
Biólogo molecular americano-canadiense que recibió el Premio Nobel con Thomas Cech en 1989 por sus trabajos en el RNA.
Historia y epistemología:
· 1983. El RNA autocatalítico
· 1989. Las ribozimas

altruismo
Autosacrificio en beneficio de los otros; cualquier forma de comportamiento que aumente la aptitud del receptor y reduzca la aptitud del individuo altruista.
Capítulos:
· 25: El comportamiento animal
· 25: Comportamiento social: introducción
· 25: Selección por parentesco
· 25: Altruismo recíproco

Álvarez, Walter (1911-1988)
Geólogo estadounidense. Recibió el Premio Nobel en 1968 por el desarrollo de la cámara de burbújas de hidrógeno líquido.
Historia y epistemología:
· 1977. La anomalía del iridio

alvéolo (Lat. dim. de alveus, cavidad, hueco)
Uno de los muchos sacos aéreos pequeños dentro de los pulmones en los que terminan los bronquíolos. Las paredes delgadas de los alvéolos contienen numerosos capilares por donde se produce el intercambio gaseoso entre el aire (que está en los alvéolos) y la sangre.
Capítulos:

· 41: El sistema respiratorio humano
· 41: Mecanismo de la respiración

Alzheimer, Alois (1864-1915)
Neurólogo alemán. Realizó importantes trabajos sobre aterosclerosis, la enfermedad de Huntington (1911) y lo que hoy llamamos mal de Alzheimer.
Historia y epistemología:
· 1907. La enfermedad de Alzheimer

ameboide (Gr. amoibe, cambio)
Que se mueve o alimenta por medio de seudópodos (prolongaciones citoplasmáticas temporales del cuerpo de la célula).
Capítulos:
· 31: Phylum porifera: esponjas

aminoácidos (Gr. Ammon, se refiere al Dios egipcio del Sol, cerca de cuyo templo se prepararon por primera vez sales de amonio con estiércol de camello)
Moléculas orgánicas que contienen nitrógeno en forma de -NH2 y grupo carboxilo, -COOH unidos al mismo átomo de carbono; los "bloques estructurales" de las moléculas de proteína.
Capítulos:
· 3: Aminoácidos y proteínas
· 4: Procariotas y eucariotas
· 5: Cómo están organizadas las células
· 14: El DNA, el Código Genético y su traducción
· 16: Biotecnología
· 21: La amplitud de la variabilidad
· 26: La clasificación de los organismos
· 29: Relaciones simbióticas de los hongos
· 38: Hormonas y la regulación del crecimiento vegetal
· 43: Homeostasis I: excreción y balance de agua
· 45: Los linfocitos B y la formación de anticuerpos
· 46: Integración y control I: el sistema endocrino
· 47: Las sinapsis

amnios (Gr. dim. de amnos, cordero)
Una de las cuatro membranas extraembrionarias que se forman durante el desarrollo de los reptiles, aves y mamíferos; encierra un espacio lleno de líquido, la cavidad amniótica, que rodea al embrión en desarrollo.
Capítulos:
· 34: Phylum Chordata (cordados): los vertebrados
· 51: La continuidad de la vida I: Desarrollo
· 51: Gastrulación y establecimiento del plan corporal
· 51: Desarrollo del embrión humano

amonificación
El proceso por el cual los descomponedores degradan las proteínas y los aminoácidos, liberando el exceso de nitrógeno en forma de amoníaco (NH3) o ion amonio (NH4+).
Capítulos:
· 54: Ciclos biogeoquímicos

AMP cíclico
Forma de adenosina monofosfato (AMP) en la cual los átomos del grupo fosfato forman un anillo; funciona en la comunicación química en los mohos mucilaginosos, en la regulación positiva de los operones, y como "segundo mensajero" para

muchas hormonas y neurotransmisores de los vertebrados.
Capítulos:
· 15: La transcripción y su regulación
· 46: Mecanismos de acción de las hormonas
· 48: Receptores sensoriales

anaeróbico (Gr. an, sin + aer, aire + bios, vida)
Se aplica a un proceso que puede ocurrir sin oxígeno, como la fermentación. También se aplica a organismos que pueden vivir sin oxígeno libre.
Capítulos:
· 27: El universo de los organismos microscópicos
· 8: Las vías anaerobias

anafase (Gr. ana, igual cantidad de cada uno + phasis, forma)
En la mitosis y en la meiosis II, la etapa en la cual las cromátides de cada cromosoma se separan y se mueven a polos opuestos; en la meiosis I, la etapa en la cual los cromosomas homólogos se separan y se mueven hacia polos opuestos.
Capítulos:
· 10: Mitosis

analogía (Gr. analogos, proporcional)
Similitud que resulta como consecuencia de la adaptación de especies distintas a ambientes semejantes. En este caso, la evolución se denomina convergente. Una característica constituye una analogía cuando es compartida por un conjunto de especies pero no se observa en el ancestro común más cercano de todas ellas. Véase homología.
Capítulos:
· 26: Sistemática y evolución

análogo (Gr. analogos, proporcional)
Se aplica a estructuras que desempeñan funciones similares pero tienen un origen evolutivo diferente, como el ala de un ave y el ala de un insecto.

Anaximandro (611-547 a.C.)
Filósofo griego
Historia y epistemología:
· Antes del siglo IV a.C. Algunas ideas sobre la evolución
· 1785. El uniformitarismo

andrógenos (Gr. andros, hombre + genos, origen, descendiente)
Hormonas sexuales masculinas; cualquier sustancia química con acciones semejantes a las de la testosterona.
Capítulos:
· 50: El sistema reproductor masculino

angiospermas (Gr. angeion, vaso + sperma, semilla)
Las plantas que dan flores y semillas. Literalmente, es una semilla llevada en un recipiente, de aquí que este término designa a cualquier planta cuyas semillas son llevadas dentro de un ovario maduro (fruto).
Capítulos:
· 30: Las plantas
· 33: Razones del éxito de los artrópodos
· 35: Las plantas con flores: Introducción
· 36: El cuerpo de la planta y su desarrollol

anillo contráctil
Anillo compuesto principalmente por filamentos de actina y miosina, que produce la constricción que inicia la separación del citoplasma durante la citocinesis.
Capítulos:
· 10: Citocinesis
· 10: Apoptosis

anisogamia (Gr. aniso, diferente + gamos, casamiento)
Reproducción sexual en la cual un gameto es de mayor tamaño que el otro; ambos gametes son móviles.

antenas
Par de apéndices sensoriales largos en la cabeza de muchos artrópodos.
Capítulos:
· 33: El reino animal III: los artrópodos
· 33: Características de los artrópodos
· 33: Subdivisiones del phylum artropodos

antera (Gr. anthos, flor)
En las flores, aquella porción que lleva el polen en un estambre.
Capítulos:
· 35: Reproducción sexual: la flor

anteridio
En los briofitos y algunas plantas vasculares, el órgano multicelular productor de espermatozoides.
Capítulos:
· 30: La transición a la tierra
· 30: Las plantas vasculares: introducción

antibiótico (Gr. anti, contra + bios, vida)
Un compuesto orgánico, inhibidor o tóxico para otras especies, formado y secretado por un organismo.
Capítulos:
· 27: Cómo causan enfermedad los microorganismos

anticodón
En una molécula de tRNA, la secuencia de tres nucleótidos que se aparea con el codón del mRNA que codifica el aminoácido transportado por ese tRNA particular.
Capítulos:
· 14: La síntesis de proteínas o traducción

anticuerpo (Gr. anti, contra)
Una proteína globular, sintetizada por un linfocito B, que es complementaria de una sustancia extraña determinada (antígeno) con la que se combina específicamente.
Capítulos:
· 17: Genes en movimiento
· 40: Problemas nutricionales
· 42: Energía y metabolismo III: circulación
· 45: Homeostasis III: la respuesta inmune
· 45: Diversidad de los sistemas inmunes
· 45: Los linfocitos B y la formación de anticuerpos
· 45: Los linfocitos T y la inmunidad mediada por células
· 45: El cáncer y la respuesta inmune

antígeno (Gr. anti, contra + genos, origen, descendencia)
Sustancia extraña, habitualmente una proteína o polisacárido que, cuando se une a un anticuerpo complementario que se expone en la superficie de un linfocito B o a un receptor complementario de una célula T, estimula una respuesta inmune.
Capítulos:
· 45: Homeostasis III: la respuesta inmune
· 45: La respuesta inmune específica o adaptativa
· 45: Los linfocitos B y la formación de anticuerpos
· 45: Los linfocitos T y la inmunidad mediada por células
· 45: El cáncer y la respuesta inmune
· 45: Trasplantes de tejido
· 45: Patologías del sistema inmune

antropoide (Gr. anthropos, hombre, humano)
Primate superior; incluye a los monos, los antropomorfos y los humanos.
Capítulos:
· 24: Líneas principales de la evolución de los primates

aorta (Gr. aeirein, levantar)
La arteria principal en los sistemas de circulación sanguínea; la aorta envía sangre a los otros tejidos del cuerpo.
Capítulos:
· 42: El corazón

apoptosis
Serie de eventos que constituyen la muerte celular programada genéticamente.
Capítulos:
· 10: Ciclo celular. División y Muerte de las células
· 10: Apoptosis
· 45: Los linfocitos T y la inmunidad mediada por células

aprendizaje
El proceso que lleva a la modificación del comportamiento individual como resultado de la experiencia.
Capítulos:
· 25: El comportamiento animal
· 25: Las preguntas acerca del comportamiento
· 25: Aprendizaje
· 39: Características del homo sapiens
· 49: Integración y control IV: el cerebro de los vertebrados
· 49: Aprendizaje y memoria

aptitud
La contribución genética de un individuo a las siguientes generaciones en relación con las contribuciones de otros individuos de la población.
Capítulos:
· 25: El comportamiento animal
· 25: Comportamiento social: introducción
· 25: Selección por parentesco
· 53: Interacciones en las comunidades

Arber, Werner (nació en 1929)
Microbiólogo suizo. Recibió el Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1978 junto con D. Nathan y H. Smith por su trabajo en las enzimas de restriccón.
Historia y epistemología:
· 1970. La tecnología del DNA recombinante

arborícola (Lat.)
arbor + -cola: Habitante de los árboles.

Aristóteles (384-322 a.C.)
Filósofo, naturalista, y científico griego. Uno de los filósofos más destacados de la antigüedad.
Historia y epistemología:
· Antes del siglo IV a.C. Algunas ideas sobre la evolución
· Siglo IV a. C. La Scala Naturae
· 1801. La herencia de los caracteres adquiridos
· 180. Los estudios de Galeno
· Siglo IV a. C. El desarrollo del pollo
· 1759. El comienzo de la embriología moderna

Arnon, Daniel (nació en 1910)
Bioquímico norteamericano de origen polaco.
Historia y epistemología:
· 1954. La fotosíntesis puede ocurrir fuera de la célula

ARN
Abreviatura de ácido ribonucleico.

arquegonio (Gr. archegonos, origen o causa de algo)
En los briofitos y algunas plantas vasculares, el órgano multicelular productor de ovocélulas u oósferas.
Capítulos:
· 30: La transición a la tierra
· 30: Las plantas vasculares: introducción

arquenterón (Gr. arch, primero o principal + enteron, intestino)
La principal cavidad del embrión temprano (gástrula) de muchos animales revestida de endodermo, se abre al exterior por medio del blastoporo y finalmente se transforma en el tubo digestivo.
Capítulos:
· 51: Gastrulación y establecimiento del plan corporal

Arrhenius, Svante A. (1859-1927)
Químico sueco. Recibió el Premio Nobel de Química en 1903 por su teoría de la disociación iónica.
Historia y epistemología:
· 1981-1982. Nuevas explicaciones para el origen de la vida
· 1908. Un comienzo extraterrestre para la vida
· 1922. Un origen para la vida en la Tierra

arteria pulmonar (Lat. pulmonis, pulmón)
En las aves y mamíferos, arteria que lleva sangre desoxigenada desde el ventrículo derecho del corazón a los pulmones, donde se oxigena.
Capítulos:
· 42: El corazón

arteria
Vaso que lleva sangre del corazón a los tejidos; las arterias habitualmente tienen paredes gruesas, elásticas y musculosas. Una arteria pequeña se conoce como arteriola.
Capítulos:
· 42: Los vasos sanguíneos

· 42: El circuito vascular
· 42: Presión sanguínea

asa de Henle (por F. G. J. Henle, patólogo alemán)
Porción en forma de horquilla del túbulo renal de los mamíferos, en la que se forma la orina hipertónica por procesos de difusión y transporte activo.
Capítulos:
· 43: Homeostasis I: excreción y balance de agua
· 43: El riñón

asco (Gr. askos, odre, vejiga)
En los hongos del phylum Ascomycota, célula especializada dentro de la cual se fusionan dos núcleos haploides que producen un cigoto. Éste se divide inmediatamente por meiosis; en la madurez, un asco contiene ascosporas que son generalmente múltiplo de cuatro.
Capítulos:
· 29: Phylum ascomycota: ascomicetes

áster
Sistema de microtúbulos con forma de estrella, que se expande desde un centrosoma o desde el polo del huso mitótico.

átomo (Gr. atomos, indivisible)
La partícula más pequeña en que puede dividirse un elemento químico y continuar manteniendo las propiedades características del elemento; consiste en una zona central, el núcleo, que contiene protones y neutrones, y en electrones que se mueven alrededor del núcleo.

ATP
Abreviatura de adenosina trifosfato, el principal compuesto celular portador de energía.

ATP sintetasa
El complejo enzimático de la membrana interna de la mitocondria y de la membrana tilacoide del cloroplasto, a través del cual fluyen los protones a favor del gradiente establecido en la primera etapa del acoplamiento quimiosmótico; el sitio de formación de ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico durante la fosforilación oxidativa y la fotofosforilación.
Capítulos:
· 8: Respiración
· 9: Reacciones que capturan energía

aurícula
Cámara del corazón de paredes delgadas que recibe sangre y la pasa a un ventrículo musculoso grueso.
Capítulos:
· 32: Phylum Mollusca: los moluscos
· 42: El corazón

autofecundación
La unión de un óvulo y un espermatozoide, producida por un único organismo hermafrodita.
Capítulos:
· 21: Preservación y promoción de la variabilidad
· 34: Phylum Chaetognatha (quetognatos): gusanos flecha

autopolinización
Transferencia de polen de una antera al estigma de la misma flor o a otra flor de la misma planta, llevando así a la autofecundación.
Capítulos:
· 21: Los agentes del cambio

autosoma (Gr. autos, propio + soma, cuerpo)
Cualquier cromosoma que no sea un cromosoma sexual. Los seres humanos tienen 22 pares de autosomas y un par de cromosomas sexuales.
Capítulos:
· 13: Genes y cromosomas
· 19: Genética humana: Pasado, Presente y Futuro
· 19: Defectos congénitos

autótrofo (Gr. autos, propio + trophos, que alimenta)
Un organismo capaz de sintetizar todas las moléculas orgánicas necesarias a partir de sustancias inorgánicas simples (por ejemplo, H_2O, CO_2, NH_3) y de alguna fuente de energía (por ejemplo, luz solar); opuesto a heterótrofo. Las plantas, las algas y algunos grupos especializados de procariotas son autótrofos.
Capítulos:
· 4: Las células: Introducción
· 4: Heterótrofos y autótrofos
· 8: Biosíntesis
· 36: Las células y los tejidos del cuerpo vegetal
· 54: Ecosistemas

auxina (Gr. auxein, aumentar + ina, de, o perteneciente a)
Grupo de hormonas vegetales que producen diversos efectos reguladores del crecimiento.
Capítulos:
· 38: Fototropismo y el descubrimiento de las hormonas vegetales
· 38: Hormonas y la regulación del crecimiento vegetal
· 38: Geotropismo
· 38: Ritmos circadianos y relojes biológicos

auxótrofo (Lat. auxillium, ayuda + del gr. trophos, que alimenta)
Mutante con un defecto en la vía enzimática de síntesis de una molécula particular que, por lo tanto, tiene que serle provista para su crecimiento normal.

axila (Gr. axilla, sobaco)
Vértice del ángulo superior que forma un brote, hoja, etc. con el tallo en que se inserta.
Capítulos:
· 36: Tallos
· 36: Crecimiento primario del sistema del vástago
· 38: Hormonas y la regulación del crecimiento vegetal

axón (Gr. axon, eje)
Prolongación larga de una neurona, o célula nerviosa, que es capaz de conducir rápidamente impulsos nerviosos a grandes distancias. En muchos casos se encuentra rodeado de una vaina mielina, una cobertura provista por células de la glía.
Capítulos:
Capítulos:
· 39: Células y tejidos
· 47: Integración y control II: el sistema nervioso

· 47: Organización del sistema nervioso de los vertebrados
· 47: Las sinapsis
· 49: Circuitos cerebrales

Avery, Oswald (1877-1955)
Bacteriólogo norteamericano.
Historia y epistemología:
· 1944-1947. El sitio de la información genética/ La cantidad

Avicena (980-1073) Abu-'Ali al-Husayn ibn Sina
Médico persa.
Historia y epistemología:
· 730. Avicena
· 1450-1543. El renacimiento

azúcar
Se refiere a glúcidos o hidratos de carbono.
Capítulos:
· 14: El modelo de Watson y Crick
· 29: Relaciones simbióticas de los hongos
· 30: La transición a la tierra
· 37: El movimiento de los azucares: translocación
· 38: Hormonas y la regulación del crecimiento vegetal
· 40: Problemas nutricionales

B

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
POTENTIOR EST OMNIUM SAPIENTIA
FUNDADA EN 1620
QUITO