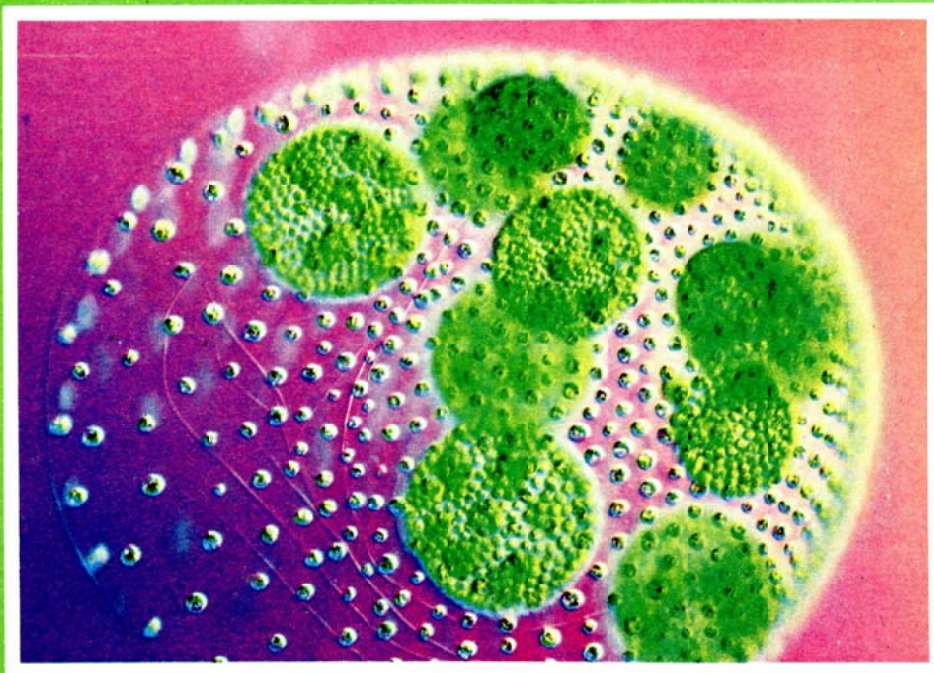


Schaum

BIOLOGÍA

George H. Fried



**Mc
Graw
Hill**

BIOLOGÍA

BIOLOGÍA

GEORGE H. FRIED. Ph. D.

Biól. RAMÓN ELIZONDO MATA

Facultad de Ciencias UKAM

Revisión técnica:

Dr. en C. AVEDIS AZNAVURIAN

Facultad de Ciencias, UNAM

Profesor titular "C" de tiempo completo

UAM, Unidad Xochimilco

McGRAW-HILL

**MÉXICO · BOGOTÁ · BUENOS AIRES · CARACAS · GUATEMALA · LISBOA
MADRID · NUEVA YORK · PANAMÁ · SAN JUAN · SANTIAGO · SAO PAULO
AUCKLAND · HAMBURGO · LONDRES · MILÁN · MONTREAL · NUEVA DELHI
PARÍS · SAN FRANCISCO · SINGAPUR · ST. LOUIS
SIDNEY TOKIO · TORONTO**

GEORGE A. FRIED es profesor de biología del Brooklyn College. Obtuvo su licenciatura en el propio Brooklyn College, en tanto que la maestría y el doctorado le fueron concedidos por la University of Tennessee en Knoxville. Su principal interés como investigador han sido los aspectos metabólicos de la fisiología comparativa y los factores enzimáticos que intervienen en las obesidades genética y experimental. Fungió de 1983 a 1987 como coordinador del Departamento de Biología del Brooklyn College. Ha impartido cursos de biología general y fisiología animal; asimismo, ha creado a través de 30 años de labor docente su propio curso de sociobiología.

BIOLOGÍA

Prohibida la reproducción total o parcial de esta obra,
por cualquier medio, sin autorización escrita del editor.

DERECHOS RESERVADOS © 1990, respecto a la primera edición por
McGRAW-HILL/INTERAMERICANA DE MÉXICO, S.A. DE C.V.

Atacomulco 499-501, Fracc. Ind. San Andrés Atoto

53500 Naucalpan de Juárez, Edo. de México

Miembro de la Cámara Nacional de la Industria Editorial, Reg. Núm. 1890

ISBN 968-422-705-1

Traducido de la sexta edición en inglés de
SCHAUM'S GENERAL BIOLOGY
Copyright © MCMXC, by McGraw-Hill, Inc., U.S.A.
ISBN 0-07-022401-3

1234567890 G.F.-90 9123456780
Impreso en México Printed in México

Esta obra se terminó de
imprimir en septiembre de 1990
en Gráfica Futura 2000
Calle 28 No. 90
Col. Federal
Delegación Venustiano Carranza
15700, México, D.F.

Se tiraron 11 000 ejemplares

*A mi esposa Lillian agradeciéndole su paciencia
y también a Sylvia, Ellen y Judy*

Contenido

Capítulo 1	ESTRUCTURA BÁSICA DE LA CIENCIA.....	1
	Los métodos de la ciencia. La biología como ciencia. Importancia de la evolución. Organización de la vida.	
<hr/>		
Capítulo 2	LA QUÍMICA DE LA VIDA: PERSPECTIVA INORGÁNICA.....	10
	Átomos, moléculas y enlaces químicos. Las reacciones químicas y el concepto de equilibrio. Propiedades coligativas de las soluciones. Las leyes de la termodinámica. El caso especial del agua. Mantenimiento de un pH estable en los sistemas vivos.	
<hr/>		
Capítulo 3	LA QUÍMICA DE LA VIDA: NIVEL ORGÁNICO.....	26
	Introducción. Carbohidratos. Proteínas, Estructura y funciones de los lípidos. Las bases químicas de los sistemas vivos.	
<hr/>		
Capítulo 4	ORGANIZACIÓN CELULAR DE LA VIDA.....	37
	La teoría celular. Organización celular. Organelos celulares. Células vegetales y animales: organización tisular. Dimensiones celulares y sus limitaciones. Movimiento hacia el interior y el exterior de la célula.	
<hr/>		
Capítulo 5	TRANSFORMACIONES DE LA ENERGÍA	55
	Energía y vida. Termodinámica. Metabolismo celular. Bioenergética.	
<hr/>		
Capítulo 6	FOTOSÍNTESIS: LA REACCIÓN FUNDAMENTAL DE CAPTACIÓN DE ENERGÍA DEL MUNDO VIVO.....	75
	Repaso general. La fase lumínica. La fase oscura (ciclo de Calvin-Benson). Fotorrespiración. La vía C ₄ . Estructura y funciones del cloroplasto.	
<hr/>		
Capítulo 7	LA NATURALEZA DEL GEN	87
	El concepto del procesamiento de información en la célula. En busca de las bases químicas de la herencia. Codificación de la información- el lenguaje del gen. Procesamiento de la información: síntesis de proteínas. Reproducción de la información: replicación del DNA. Modificación de la información: mutación. Ingeniería genética.	
<hr/>		
Capítulo 8	REPRODUCCIÓN CELULAR	104
	Ciclos celulares y ciclos de vida. Los cromosomas como genes empacados. Mitosis. Meiosis. Un posible mecanismo de entrecruzamiento. Reproducción sexual y variabilidad genética.	

CONTENIDO

Capítulo 9	EL MECANISMO DE LA HERENCIA	118
	Conceptos premendelianos. Leyes de Mendel. Ligadura. Mapeo de los cromosomas. Ligadura al sexo. Variaciones en la expresión génica. Cromosomas y expresión génica. Tratamiento de las enfermedades genéticas.	
<hr/>		
Capítulo 10	MECANISMOS DE CONTROL EN GENÉTICA	132
	La hipótesis del operón. Cistrón, recón y mutón. Regulación génica en los eucariotes. El cáncer como aberración genética.	
<hr/>		
Capítulo 11	DESARROLLO	143
	Desarrollo animal. Desarrollo humano. Desarrollo las plantas. Control de la diferenciación. Principales descubrimientos en el campo de la embriología.	
<hr/>		
Capítulo 12	REPRODUCCIÓN ANIMAL	159
	Repaso evolutivo. Aparato reproductor del varón. Aparato reproductor de la mujer. Respuesta sexual humana. Anticoncepción. Preferencia sexual. Disfunción sexual.	
<hr/>		
Capítulo 13	ESTRUCTURA BÁSICA Y FUNCIONAMIENTO DE LAS PLANTAS VASCULARES	171
	Nutrición vegetal. Movimiento de agua y minerales en el xilema. Transporte de sustancias alimenticias a través del floema.	
<hr/>		
Capítulo 14	INTERACCIONES DE LAS PLANTAS VASCULARES CON SU AMBIENTE	186
	Tropismos. Hormonas vegetales. Fotoperiodicidad. Enfermedades de las plantas.	
<hr/>		
Capítulo 15	HOMEOSTASIS	196
	Repaso. Control por retroalimentación. Regulación de la temperatura. Regulación del azúcar en la sangre.	
<hr/>		
Capítulo 16	NUTRICIÓN ANIMAL	206
	Obtención de alimento. Digestión y absorción. El hígado de los vertebrados. Dieta y salud. El caso especial de las vitaminas. Obesidad y trastornos dietéticos. Enfermedades por deficiencia.	
<hr/>		
Capítulo 17	LA CIRCULACIÓN Y LA SANGRE	225
	Sistemas cardiovasculares comparados de los vertebrados. El corazón humano. Arterias, venas y capilares. Control de la presión arterial. Constituyentes de la sangre y la linfa. Osmorregulación.	

CONTENIDO

Capítulo 18	INMUNOLOGÍA	240
	Sistemas inmunes humanos. La respuesta inmune. Hibridomas. SIDA. Grupos sanguíneos humanos.	
<hr/>		
Capítulo 19	INTERCAMBIO GASEOSO	250
	Mecanismos de respiración externa. Respiración en los mamíferos. Regulación de la respiración externa, intercambio de O ₂ y CO ₂ en la sangre.	
<hr/>		
Capítulo 20	EXCRECIÓN	261
	Excreción en los invertebrados. Estructura del riñón de los vertebrados. Funcionamiento del riñón de los vertebrados. Funcionamiento del riñón humano. Funciones homeostáticas del riñón. Estructuras excretorias secundarias.	
<hr/>		
Capítulo 21	HORMONAS Y CONTROL QUÍMICO	273
	Sistemas endocrinos primitivos. Sistemas endocrinos de los vertebrados. Mecanismo de acción de las hormonas.	
<hr/>		
Capítulo 22	EL SISTEMA NERVIOSO	289
	Repaso. Desarrollo filogenético del sistema nervioso. La neurona como unidad funcional de la actividad nerviosa. El impulso neural. La sinapsis. El arco reflejo. Receptores y efectores. Órganos sensoriales especiales. Encéfalo y médula espinal. Sistema nervioso autónomo.	
<hr/>		
Capítulo 23	EL SISTEMA MUSCULOESQUELÉTICO: SOSTÉN Y MOVIMIENTO	307
	Sistemas de sostén de los invertebrados. El endoesqueleto de los vertebrados. Anatomía y fisiología del músculo de los vertebrados.	
<hr/>		
Capítulo 24	CONDUCTA ANIMAL	317
	¿Qué es la conducta? Componentes de la conducta. Patrones conductuales cíclicos. Conducta sexual. Organización social. Mecanismos de comunicación. Determinismo biológico y conducta.	
<hr/>		
Capítulo 25	EVOLUCIÓN: EL PROCESO	329
	Breve historia del concepto de cambio de los organismos. Concepto de poza génica: equilibrio de Hardy-Wienberg. Selección natural: una síntesis moderna. Equilibrio de punto. Biología molecular del cambio evolutivo. Control de las pozas génicas. Especiación. La microevolución comparada con la macroevolución.	
<hr/>		
Capítulo 26	ECOLOGÍA	341
	Anatomía de un ecosistema. Tipos de ecosistemas. Estabilidad y sucesión ecológicas. Biomasa y dispersión de las especies. Alteración de la estabilidad de un ecosistema.	

CONTENIDO

Capítulo 27	ORIGEN DE LA VIDA	354
	La hipótesis de Oparin. Del heterotrofismo al autotrofismo. El origen de las células.	
<hr/>		
Capítulo 28	EL REINO MONERA	360
	Arqueobacterias y eubacterias. La importancia y el origen de los organelos. Bacterias, la ecósfera y las interacciones humanas.	
<hr/>		
Capítulo 29	EL REINO PROTISTA	365
	Protozoarios. Protistas algáceos. Protistas micoides.	
<hr/>		
Capítulo 30	EL REINO FUNGI	375
	Estructura básica de los hongos. Divisiones de hongos. Estrategias reproductivas de los hongos. Los hongos como amigos y como enemigos.	
<hr/>		
Capítulo 31	EL REINO PLANTAE	383
	Las briofitas y el reto del medio terrestre. Las plantas vasculares. Plantas con semilla. Importancia económica de las plantas. La revolución verde.	
<hr/>		
Capítulo 32	EL REINO ANIMALIA	393
	Subreino Parazoa: las esponjas. Radiata: Cnidaria y Ctenophora. Bilateria: Deuterostomados y protostomados. Acelomados. Seudocelomados: Rotífera y Nematoda. Celomados protostomados. Celomados deuterostomados.	
<hr/>		
Capítulo 33	LOS PRIMATES	411
	Linajes de los primates. Características de los primates. La humanidad y su destino. Errores de interpretación de la relación evolutiva entre el ser humano y los simios.	
<hr/>		
ÍNDICE ANALÍTICO		419

Prefacio

La biología ha sufrido cambios muy importantes a partir del momento en que los descubrimientos clave de Watson y Crick marcaron el comienzo de la era de la biología molecular (1953). Los aspectos más descriptivos de ese campo, asociados de mucho tiempo atrás con el viejo concepto de la biología como historia natural, han sido complementados por descubrimientos resultantes de investigaciones que nos han permitido comprender la vida en términos de las características precisas de macromoléculas como el DNA, el RNA y las proteínas. En gran medida, muchos de los avances en las áreas de genética, desarrollo, control del funcionamiento celular y hasta evolución, se deben a la aplicación de los conocimientos de biología molecular.

Sin embargo, para poder apreciar verdaderamente el drama de la vida, cuya diversidad y magnitud están en constante evolución, es necesario tener cierta idea del tiempo y poder evaluar meticulosos detalles descriptivos. El estudio de estos aspectos descriptivos e históricos al mismo tiempo que se dilucidan por completo los enfoques bioquímico y molecular representa, desde luego, un reto impresionante para cualquier persona que emprenda la elaboración de un tratado conciso de biología moderna. Uno de los objetivos de la presente obra ha sido, precisamente, el mantenimiento de ese equilibrio.

En el formato más general, en cada capítulo se resume en forma independiente el material que corresponde al tema principal; a esto sigue una serie de problemas resueltos cuya finalidad es profundizar un poco más en el tema y brindar al lector una oportunidad para aclarar puntos que no haya comprendido del todo. Con los 33 capítulos de esta obra se cubren todos los temas importantes de un curso de biología a nivel introductorio.

Aunque este libro puede servir como obra básica para un curso de biología al nivel de preparatoria, su principal utilidad es como obra complementaria que permite al estudiante mejorar su comprensión del tema y afianzar sus logros. Al redactar las soluciones de los problemas, ubicadas en la última sección de cada capítulo, mis principales objetivos fueron la claridad y la importancia del manejo de los conceptos fundamentales. Muchos de los problemas que aparecen en este libro son resultado de situaciones reales ocurridas en el salón de clases.

La relevancia de la biología es evidente. El simple hecho de que el ser humano esté vivo resalta la estrecha relación entre esta disciplina y los quehaceres cotidianos. Espero que el material recopilado en esta obra permita al lector comprender mejor la vida e inspire en él cierta emoción y respeto por ella, volviéndolo un ciudadano consciente y cuidadoso con su ambiente.

Deseo expresar mi agradecimiento a Elizabeth Zayatz, quien desempeñó un papel muy importante al alentarme y depurar mi escrito original bajo la luz de sus excelentes conocimientos editoriales. También debo las gracias a Meg Tobin, quien me orientó a través de los últimos pasos de elaboración del original. Con todo, mi mayor deuda es hacia las generaciones de estudiantes que han compartido conmigo la aventura de buscar el conocimiento.

GEORGE H. FRIED

Estructura básica de la ciencia

1

1.1 LOS MÉTODOS DE LA CIENCIA

La ciencia es un sistema organizado para el estudio riguroso del mundo natural. Consiste en la aplicación del **método científico** a problemas formulados por mentes expertas en ciertas disciplinas. Quizá los científicos se interesen en diferentes aspectos de la naturaleza, pero todos usan el mismo enfoque intelectual para conducir sus investigaciones.

Antes que todo, los científicos deben plantear un problema para el que luego buscarán respuesta. Por lo general, dicha respuesta incluye una explicación relacionada con el orden o los procesos naturales. El científico tiene como interés primordial los mecanismos de funcionamiento del mundo natural y no las interrogantes en cuanto a la finalidad suprema de éstos.

Una vez planteada la interrogante, el científico busca respuestas mediante la recabación de datos pertinentes al problema. Esa información, que puede ser observaciones, mediciones, conteos y una revisión de documentos históricos, se estudia cuidadosamente para encontrar sus regularidades y relaciones.

Luego se formula una suposición congruente llamada **hipótesis**, con la que los datos quedan delimitados por un marco conceptual. Para el planteamiento de la hipótesis se recurre a la **lógica inductiva**. Esta última es un proceso de razonamiento que empieza normalmente con fragmentos específicos (o individuales) de información y de los cuales se deduce una premisa general (o universal).

EJEMPLO 1 Una persona se aficiona a la observación de aves, lo que le da la oportunidad de fijarse en las parejas de muchos tipos de ellas. Advierte, una y otra vez, que sólo el Individuo más pardusco de cada pareja pone huevos. Con base en sus observaciones concluye que todos los machos de las aves son vistosos y que todas las hembras son parducas.

Una hipótesis debe ser lógica y comprobable. Aunque la conclusión del ejemplo 1 demuestra el uso de la lógica inductiva, dicha conclusión no es comprobable y, según lo antes afirmado, es inútil como hipótesis científica. La **lógica deductiva**, en la que el proceso de pensamiento va de lo general a lo específico, se emplea a fin de identificar las hipótesis que sí son comprobables. Para ello es frecuente el uso del enunciado "si..., entonces ..."

EJEMPLO 2 La conclusión del ejemplo anterior se puede replantear de este modo: si las aves de cierta **especie** (es decir, aves capaces de entrecruzarse y producir crías viables) exhiben distinta coloración, entonces las más coloridas son los machos.*

Una vez planteada una hipótesis con la que se puede trabajar, lo siguiente es ponerla a prueba efectuando experimentos y recopilando más información con la que, finalmente, se apoyará o refutará tal hipótesis. **Nota:** la aplicación del método científico puede servir para rechazar una hipótesis, pero *en ninguna circunstancia puede probar algo de modo absoluto*. Por consiguiente, una hipótesis que hoy día soporta los embates de las pruebas quizá tenga que ser modificada mañana bajo el peso de nuevas evidencias.

Un experimento debe estructurarse de tal modo que la información recabada esté exenta de parcialidades y errores de muestreo. Por tanto, la validez del experimento depende de una cuidadosa selección de los organismos que integrarán los grupos control y experimental, de modo que las diferencias en edad, en factores genéticos, en tratamiento previo, etc. no influyan en los resultados. También es muy importante que cada grupo tenga un número adecuado de Individuos, ya que en los grupos pequeños se multiplica el impacto de las peculiaridades de los integrantes. Lo que es más, un experimento debe ser reproducible: otros científicos deben poder repetirlo y obtener los mismos resultados.

* Aunque esta es la regla, en algunas especies de aves con dimorfismo sexual sucede lo contrario.

EJEMPLO 3 Un científico desea saber si la incorporación de harina de hueso al alimento del ganado vacuno mejorará el crecimiento de éste. Con base en las demostraciones previas de efectos nutricionales benéficos de la harina de hueso en otros animales, plantea la hipótesis de que al añadirla al alimento de los vacunos éstos crecerán más rápido. (Nota: dada la imposibilidad de examinar todos los vacunos que han existido, jamás se podrá demostrar en forma absoluta esta afirmación general.)

Para probar la hipótesis, el científico dispone dos grupos comparables de ganado. Al **grupo experimental** se le proporciona harina de hueso además de los otros nutrientes necesarios para su crecimiento, mientras que al segundo grupo, el **grupo control**, se le da un tratamiento idéntico *excepto* la harina de hueso. En un experimento bien diseñado, las diferencias que aparezcan entre los grupos experimental y control se deberán al factor que se está probando. En este caso la única diferencia entre los dos grupos es la presencia o ausencia de harina de hueso en el alimento, por lo cual las diferencias en sus patrones de crecimiento serán atribuibles a esa sustancia. Si el grupo experimental manifiesta un mejor desarrollo al compararlo con el grupo control, los resultados apoyarán la hipótesis. En caso de que el grupo experimental no tenga un mejor crecimiento en comparación con el grupo control, la hipótesis será rechazada. Un desarrollo inferior en el grupo experimental no sólo serviría para rechazar la hipótesis, sino que sugeriría un posible efecto inhibitorio de la harina de hueso sobre el desarrollo del ganado vacuno; tal descubrimiento conduciría a una nueva hipótesis.

Como se aprecia en el ejemplo 3, una vez que terminan los experimentos es necesario evaluar los resultados para ver si se debe aceptar, modificar o rechazar la hipótesis.

Cabe recalcar que sólo en raras ocasiones los científicos se apegan de manera rígida a un programa establecido. Las hipótesis pueden preceder a la recabación de datos o bien la información se acumula y analiza al mismo tiempo que se plantea la hipótesis en vez de hacerlo en orden progresivo. Asimismo, aunque los científicos son muy inquisitorios y bastante creativos en sus procesos de pensamiento, su curiosidad puede ser imitada por ideas previas, aceptadas mucho tiempo atrás. Las ideas revolucionarias que se apartan de los conceptos establecidos son relativamente raras.

1.2 LA BIOLOGÍA COMO CIENCIA

Los biólogos aplican los métodos de la ciencia para arribar a cierto conocimiento de los organismos vivos. En el contexto de la biología resulta útil considerar la vida como un fenómeno complejo que puede ser analizado con los métodos de la química y la física. Aunque dentro de los sistemas vivientes existen muchos fenómenos que parecen encontrarse fuera del alcance de este enfoque

mecanicista, los mejores resultados de los biólogos en cuanto al conocimiento de la vida se han logrado concentrándose en los procesos que implican transformaciones de materia y energía. Así, un **ser vivo** puede definirse como una unidad compleja de materiales fisicoquímicos, capaz de realizar los fenómenos de autorregulación, metabolismo y reproducción. Además, un organismo vivo exhibe las capacidades de interactuar con su medio, de crecer, de moverse y de adaptarse.

Como a los biólogos no les alcanzaría la vida para estudiar en su totalidad el mundo biológico, lo que hacen es dividir la inmensidad de ese mundo en muchos tipos de organismos y confinar sus investigaciones a un tipo en particular, o bien dedicarse al estudio de aspectos particulares de varios tipos de organismos y a las interacciones de estos últimos.

EJEMPLO 4 Los **entomólogos**, especialistas en la biología de los insectos, dedican sus esfuerzos a entender las diversas facetas de estos animales mas no las de otros tipos de organismos. Por el contrario, los **embriólogos** o **biólogos del desarrollo** investigan las características del desarrollo embrionario en muchos tipos de organismos pero no se aventuran a investigar en otras áreas.

Los límites que separan las diferentes áreas de investigación dividen la biología en sus disciplinas específicas, aunque tales límites se encuentran en constante estado de flujo.

1.3 IMPORTANCIA DE LA EVOLUCIÓN

Durante sus investigaciones sobre el mundo vivo, los biólogos se guían por las teorías que le dan orden a la diversidad de la vida. En la ciencia, **teoría** es una hipótesis que ha soportado muchas pruebas a través de un largo tiempo (en contraste con el significado que le da el vulgo: suposición no comprobada o idea extravagante). El tema significativo que da unidad a todas las ramas de la biología es el concepto de **evolución**, teoría que postula que todos los seres vivos tuvieron su origen en formas ancestrales de las que se apartaron por modificación continua a través del tiempo. Evolución conlleva la idea de cambio y desarrollo. Los patrones de esos cambios se reflejan en las principales tendencias de investigación en todas las disciplinas de la biología

La aceptación de la evolución como explicación de la diversidad biológica actual es relativamente reciente. Muchos biólogos respetables de finales del siglo pasado y principios del presente creían a pie juntillas en la fijeza de las especies. Incluso al propio Charles Darwin le costó trabajo aceptar la evolución como una explicación de la diversidad de la vida. Un vestigio de esta larga historia de

explicaciones no dinámicas de la **especiación** (diferenciación en nuevas especies) es el movimiento **creacionista** contemporáneo.

Aunque no logró aceptación general sino hasta hace poco, el concepto de evolución no es nuevo; sin embargo, la comprensión del **mecanismo** de cambio evolutivo data apenas de poco más de un siglo. En 1801, Jean Baptiste de Lamarck propuso la primera explicación global del mecanismo de evolución. Lamarck creía que un organismo adulto adquiría nuevos caracteres (características) en respuesta directa a sus necesidades de supervivencia y que luego los transmitía a su descendencia. En la actualidad se sabe que la herencia se basa en los genes, de modo que los caracteres **adquiridos** no pueden pasar a los descendientes. Hoy se cree que el mecanismo de evolución fue la **selección natural**, concepto esbozado por Charles Darwin en su libro titulado *On the Origin of Species by Means of Natural Selection (Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural)*, publicado en 1859. En él presentó una convincente serie de argumentos en apoyo de la idea de que la evolución es el tema universal de la vida.

Darwin no sólo tuvo la influencia de sus experiencias como naturalista (biólogo) durante el viaje de cinco años a bordo de la embarcación exploradora *Beagle*, sino también la de los descubrimientos de geólogos, economistas y hasta granjeros de su comunidad. La universalidad de la ciencia queda perfectamente ejemplificada con el logro conceptual de Darwin.

La selección natural favorece la supervivencia de los individuos cuyas características les permiten adaptarse mejor a su ambiente. Hay ligeras variaciones entre los descendientes de todas las especies, lo que los hace un poco distintos a sus progenitores. Cuando una variación no favorece la supervivencia, los individuos que poseen esa característica no sobreviven hasta reproducirse o, si sobreviven, tienen poca descendencia. Así pues, la variación desfavorable acaba por desaparecer de la población. Por el contrario, si una variación favorece la supervivencia en determinado ambiente, los individuos que la poseen tienen mayores probabilidades de reproducirse y, por consiguiente, de transmitir esa característica a sus descendientes. Con el correr del tiempo, el carácter que favorece la supervivencia se vuelve parte de la población general.

EJEMPLO 5 Los gibones son simios pequeños que pasan casi todo el tiempo en las copas de los árboles; sólo en raras ocasiones descienden al suelo, de modo que viajan por **braquelación** (balanceo de una rama a otra). Se alimentan del follaje y los frutos que encuentran en las copas de los árboles de su región de origen: el sureste asiático y el archipiélago malayo. Las manos de los gibones son largas y

huesudas, con pulgares muy cortos y delgados. Esta anatomía les permite afianzar con facilidad las ramas y colgarse de ellas, así como arrancar frutos y retoños. Sin embargo, se les dificulta recoger objetos que estén en una superficie plana (p. ej., el suelo) y carecen de otras destrezas manuales (a diferencia de los gorilas y los chimpancés). El ambiente de los gibones no exige estas últimas características para la supervivencia.

Puesto que descienden de un ancestro común a todos los simios, la anatomía de la mano de los gibones evolucionó gracias a la aparición fortuita de caracteres sobre los cuales actuaron las presiones de la selección natural de su ambiente: las copas de los árboles, un sitio donde la especie encuentra poca competencia por el alimento y enfrenta pocas amenazas por parte de depredadores.

1.4 ORGANIZACIÓN DE LA VIDA

El estudio de la evolución es particularmente útil para dividir los organismos en grupos porque revela cómo esos organismos están emparentados cronológica y morfológicamente (es decir, por forma y estructura) entre sí. La clasificación de los organismos se denomina **taxonomía**. Los taxónomos utilizan las relaciones evolutivas para crear los grupos. Aunque los esquemas de clasificación son por necesidad un tanto arbitrarios, es probable que representen el "árbol genealógico" de las diversas formas vivas actuales.

Cada organismo pertenece a uno de los cinco reinos. El **reino** es la categoría taxonómica más general. Esos cinco reinos son: Monera, Protista, Fungi, Plantae y Animalia. El reino Monera está formado por organismos unicelulares que carecen de núcleo y de muchas de las estructuras celulares especializadas llamadas **organelos**. Se dice que tales organismos son **procarióticos** (*pro* = "antes"; *karyon* = "núcleo") y se trata de las bacterias. Los demás reinos están integrados por seres **eucarióticos** (*eu* = "verdadero"), cuyas células contienen núcleo y un repertorio más completo de organelos. Los eucariotes unicelulares pertenecen al reino Protista, el cual abarca los protozoarios y otros protistas vegetales y fungoides. Los organismos pluricelulares que producen su propio alimento están agrupados dentro del reino Plantae; las flores, los musgos y los árboles son ejemplos. Los organismos vegetaloides unicelulares y pluricelulares que absorben alimento de su medio pertenecen al reino Fungi, el cual incluye las levaduras y los mohos. Los organismos pluricelulares que deben capturar su alimento y digerirlo internamente se agrupan en el reino Animalia; las serpientes y los seres humanos son ejemplos.

Problemas resueltos

1.1 ¿Qué es la ciencia?

La ciencia es el estudio sistemático de aspectos particulares del mundo natural. El alcance de la ciencia se limita a las cosas que pueden ser aprehendidas por los sentidos (vista, tacto, oído, etc.) Por lo general, la ciencia recomienda un enfoque objetivo de los fenómenos que estudia. En las interrogantes planteadas por los científicos respecto a la naturaleza se resalta el *cómo* suceden las cosas y no el *por qué* ocurren.

1.2 ¿Qué es el método científico?

En el sentido más amplio, el método científico se refiere a los hábitos de trabajo que los científicos ponen en práctica conforme su curiosidad los conduce a la tarea de descubrir las regularidades y las relaciones existentes entre los fenómenos objeto de su estudio. Los métodos de la ciencia también pueden ser descritos como una rigurosa aplicación del sentido común al estudio y el análisis de la información. En un sentido más estricto, el método científico alude al modelo de Investigación desarrollado por Francis Bacon (1561-1626). Este modelo consta de la siguiente secuencia:

1. Identificación del problema
2. Obtención de información relativa al problema (por observaciones, mediciones, etc.)
3. Análisis de la información en busca de correlaciones, conexiones importantes y uniformidades
4. Formulación de una hipótesis (una generalización), la cual es una suposición congruente que explica la información existente y sugiere otras vías de investigación.
5. Evaluación rigurosa de la hipótesis mediante la recabación de nueva información.
6. Confirmación, modificación o rechazo de la hipótesis a la luz de los nuevos descubrimientos.

1.3 ¿Cuál es la importancia de la hipótesis en el método científico?

La hipótesis constituye la infraestructura sobre la cual se construye el conocimiento científico. También llamada "suposición congruente", la hipótesis es una generalización que describe el estado de cosas dentro de un área de investigación. El planteamiento de hipótesis productivas es el sello de la imaginación científica creativa.

1.4 ¿En qué consiste el método inductivo en la ciencia?

En lógica, Inducción se refiere por lo general a un movimiento de lo particular a lo general. Así, la creación de una hipótesis (una generalización) con base en los particulares (casos específicos) de la información constituye un salto inductivo dentro del método científico. Dado que este proceso inductivo es medular para el método, en ocasiones se dice que éste es un método inductivo.

Es de gran interés histórico que Bacon, quien propuso lo que en la actualidad se conoce como método científico, tuviera grandes dudas en cuanto al paso Inductivo del planteamiento de las hipótesis. Bacon pensaba que, con la acumulación de datos suficientes y el establecimiento de una enorme red de museos, las verdades ocultas de la naturaleza se revelarían sin necesidad de recurrir a la Inducción.

1.5 ¿Las hipótesis se plantean siempre como suposiciones verdaderas acerca de un estado de cosas real?

Las hipótesis no se plantean para ser siempre verdaderas. Al formular su hipótesis el científico busca una verdad funcional, es decir, una "verdad" que sirva como explicación de los datos pero que pueda ser reemplazada o replanteada conforme se descubra nueva Información, algo así como un montañista que trepa de un punto de apoyo a otro para escalar una cumbre. La hipótesis debe ser compatible con toda la información disponible y funcionar como explicación lógica de ésta. No obstante, aunque muchas hipótesis cumplen estos requisitos parecen contradecir la noción de la verdad dictada por el sentido común. Por ejemplo, se descubrió que la luz exhibe las propiedades de una onda. Después se vio que también se comporta como una partícula. ¿Cuál de estos descubrimientos es el correcto? Una hipótesis llamada teoría cuántica afirma que, en efecto, la luz es al mismo tiempo una onda y una partícula. Aunque es probable que esto contradiga el sentido común e incluso ponga a prueba la capacidad del ser humano para construir un modelo de ese fenómeno contradictorio, la teoría cuántica es compatible con los datos, los explica y ha sido aceptada de buen grado por los físicos.

1.6 ¿Qué características tiene una buena hipótesis?

1. Una hipótesis debe ser compatible con la información previamente obtenida y explicarla.

2. Una hipótesis debe ser refutable mediante sus predicciones; es decir, debe haber la posibilidad de obtener resultados que permitan demostrar claramente si es falsa.

Si varias hipótesis están compitiendo por ser aceptadas, lo más probable es que la comunidad científica apruebe la más sencilla y clara. Al evaluar una hipótesis, en la ciencia también se toma en consideración, además de la exactitud, la productividad.

- 1.7 ¿Cuál es el destino de las hipótesis después de su planteamiento?

La hipótesis pasa por rigurosas pruebas y quizá sea confirmada por la demostración experimental de sus predicciones. Las confirmaciones reiteradas elevan la hipótesis al nivel de teoría. De vez en cuando, se confirman las principales suposiciones de la hipótesis, pero es necesario efectuar algunas modificaciones a la luz de nuevas pruebas. Si las hipótesis han sido confirmadas una y otra vez durante un largo tiempo, es probable que sean elevadas a la categoría de ley, aunque algunos filósofos de la ciencia están en desacuerdo con el uso del término "ley científica". Pero cuando las hipótesis son contradichas sustancialmente por los nuevos descubrimientos, es necesario rechazarlas para dar paso a otras nuevas.

- 1.8 ¿Qué factores podrían conducir al planteamiento de una hipótesis que no soporte pruebas futuras?

Las hipótesis se diseñan para explicar sólo lo que se sabe hasta el momento. Los nuevos descubrimientos pueden conducir a una perspectiva más amplia de la realidad, lo que pone en evidencia las inexactitudes de una hipótesis planteada con anterioridad. Más a menudo, el investigador descubre un conjunto de hechos que no es representativo de la totalidad y fundamenta su hipótesis en esa muestra pequeña o insuficiente. Tales errores de muestreo pueden reducirse al mínimo aplicando las técnicas de estadística. Asimismo, aunque la ciencia se vanagloria merecidamente de su objetividad y su ausencia básica de prejuicios, quizá se introduzca alguna parcialidad subjetiva mientras se recaba información o al poner la hipótesis dentro de un marco de referencia, lo que puede conducir al investigador a ignorar pruebas que no apoyen una noción preconcebida. También puede haber parcialidad en la tendencia a adoptar las ideas previamente aceptadas de expertos de prestigio.

- 1.9 ¿El apego al método científico puede explicar por completo el desarrollo de la ciencia moderna?

La tecnología actual puede atribuirse en gran medida al trabajo de profesionales expertos, seguidores de los métodos clásicos de la ciencia. Sin embargo, filósofos de la ciencia contemporáneos como Thomas Kühne señalan el papel que han tenido en el

mundo de la ciencia factores subjetivos como la intuición y las influencias culturales. Desde la perspectiva de esos filósofos, las actitudes y la posibilidad de realizar descubrimientos importantes son influidas por determinada mentalidad colectiva, en la que la ciencia pasa, con avances y retrocesos, de un bloque de paradigmas (modelos intelectuales) a otro. La opinión común de que los científicos son autómatas que avanzan de una fase del método científico a la siguiente es sencillamente falsa. La personalidad y el humanismo de los científicos irán siendo sometidos a un escrutinio cada vez más riguroso conforme la sociedad reconozca que el respaldo financiero, los problemas éticos y las cuestiones de supervivencia son parte de la ecuación de la ciencia moderna.

- 1.10 ¿Cabe esperar que la ciencia resuelva todos los misterios y problemas del mundo?

No. La ciencia puede explicar eficazmente las fuerzas determinantes de los fenómenos naturales y nos ha proporcionado el poder de controlar en gran medida nuestro ambiente. Sin embargo, la ciencia no discute el origen del mundo natural, sino que acepta su existencia como un hecho dado. Tampoco resuelve la incógnita de por qué el mundo existe tal cual es. Dado que las hipótesis son juzgadas por su grado de eficiencia operacional, la ciencia no puede orientarnos en términos de moralidad, es decir, de lo bueno o lo malo de ciertos cursos de acción. La ciencia debe ser vista como un instrumento de conocimiento, mas no como una guía de acción social.

- 1.11 ¿Qué es un organismo vivo?

Un organismo vivo es, básicamente, material físico-químico que exhibe un alto grado de complejidad, puede autorregularse, posee metabolismo y se perpetúa a sí mismo a través del tiempo. Para muchos biólogos, la vida es una fase arbitraria en la creciente complejidad de la materia, sin una línea divisoria precisa entre lo vivo y lo no vivo.

La sustancia viva está compuesta por un conjunto perfectamente estructurado de macromoléculas: proteínas, lípidos, ácidos nucleicos y polisacáridos, así como por moléculas orgánicas e inorgánicas más pequeñas. Un organismo vivo ha desarrollado mecanismos reguladores e interactúa con el medio para mantener su integridad estructural y funcional. Todas las reacciones que ocurren dentro de una unidad viviente particular constituyen su metabolismo. En la regulación de dichas reacciones internas y para la producción de nuevas unidades vivientes, estos organismos emplean moléculas específicas que contienen información.

- 1.12 ¿Cuáles son los atributos de los organismos vivos?

Los organismos vivos exhiben en general las siguientes características:

1. **Movimiento:** son los movimientos dentro del organismo o los que lo desplazan de un lugar a otro (locomoción)
2. **Irritabilidad:** es la capacidad de los organismos para responder de un modo determinado a los cambios, conocidos como **estímulos**, en su medio interno y externo
3. **Crecimiento:** es la posibilidad de que los organismos incrementen su masa de materia viva por asimilación de nuevos materiales extraídos del medio ambiente
4. **Adaptación:** es la tendencia de los organismos a sufrir cambios en su estructura, en sus funciones o en su comportamiento que mejoren su capacidad de supervivencia en un ambiente determinado
5. **Reproducción:** es la capacidad de los organismos para producir nuevos individuos de su misma especie.

1.13 ¿Cómo estudian los biólogos a los organismos vivos?

El amplio panorama de la vida es demasiado complejo para ser estudiado en toda su magnitud por un solo investigador. El mundo de los seres vivos se puede estudiar más fácilmente: 1) si los organismos se dividen en varios grupos y se estudia esmeradamente un solo tipo o 2) si se separan los enfoques de investigación y cada persona se especializa en uno u otro de ellos.

En la biología se han diseñado sistemas de clasificación de los seres vivos que permiten el relativo aislamiento de uno u otro tipo de organismos para una investigación ordenada y organizada. Hace algún tiempo, todos los organismos vivos se clasificaban en dos grupos fundamentales o **reinos**: plantas, objeto de estudio de la **botánica**, y animales, tema central de la **zoología**. Actualmente existen razones para clasificar los seres vivos dentro de cinco reinos. Cada uno de éstos se subdivide a su vez en categorías más pequeñas, las cuales proporcionan a las disciplinas particulares su material de estudio. De esta manera, a los biólogos dedicados a estudiar criaturas con pelaje, cuadrúpedas y que amamantan a sus crías (mamíferos) se les llama **mastozoólogos**; los que investigan los animales de cuerpo blando y protegidos por una concha son los **malacólogos**. El estudio de plantas simples como los musgos corresponde a los **briólogos**.

Asimismo, las disciplinas biológicas se diferencian por su **manera** de estudiar a los seres vivos. Por ejemplo, los **morfólogos** se concentran en la estructura, mientras que los **fisiólogos** se dedican al funcionamiento. Los **taxónomos** están consagrados a la ciencia de la clasificación y los **citólogos** estudian las células, que son las unidades básicas de la vida. Los **ecólogos** investigan la interacción de los organismos unos con otros y con su medio externo. Una rama de la biología relativamente nueva, pero muy fascinante y productiva, es la **biología molecular**,

estudio de la vida en términos del comportamiento de macromoléculas como las proteínas y los ácidos nucleicos. Y es esta rama biológica la que ha permitido al ser humano comprender la vida en el nivel molecular e incluso modificar las características hereditarias de ciertos organismos para satisfacer las necesidades de la sociedad.

1.14 ¿Por qué la teoría evolutiva ocupa una posición central en la biología?

La variedad y complejidad de la vida requieren de principios organizadores que ayuden a comprender un área de conocimiento tan diversa. La evolución es un concepto clave que da coherencia al conocimiento global de la vida. Este concepto representa una narrativa que coloca los seres vivos en una perspectiva histórica y explica su diversidad actual. También arroja luz sobre la naturaleza de la interacción de los organismos entre sí y con el medio externo. La clasificación actual de esos organismos se basa casi por completo en relaciones evolutivas. Incluso los descubrimientos de la biología molecular han sido enfocados sobre la naturaleza de los cambios evolutivos. En definitiva, la teoría de la evolución es la clave para entender la naturaleza dinámica de un mundo cambiante de organismos vivos.

1.15 ¿Qué es la evolución?

La evolución es una teoría en verificación constante que postula que todos los seres vivos descienden de organismos ancestrales, con ciertas modificaciones y como resultado de un largo proceso de cambios adaptativos. Estos cambios generaron los organismos que ya se extinguieron y las diversas formas de vida actuales. Aunque en general se piensa que el ritmo de los cambios evolutivos en la estructura, el funcionamiento y el comportamiento de grupos de organismos es constante cuando se considera a través de largos periodos, hay un apasionado debate en cuanto al ritmo de cambio a corto plazo. Quizá el ritmo de cambio no siempre es uniforme, sino que también puede darse en rápidas sucesiones; estos cambios bruscos se han observado de hecho en algunos organismos.

1.16 ¿Existen alternativas ante la teoría de la evolución?

Aunque casi todos los biólogos apoyan firmemente dicha teoría, algunas personas ajenas a la materia creen que todas las formas de vida fueron creadas individualmente por un ser sobrenatural y que no cambian con el tiempo. Esta perspectiva, conocida como **creación especial**, es afín a la narración bíblica del origen y el desarrollo de la vida. En fechas más recientes se incorporaron algunos hechos científicos dentro de una teoría más coherente de **creacionismo científico**, la cual intenta combinar las

explicaciones científicas con las bíblicas aseverando que la historia de la vida es más larga de lo que las narraciones bíblicas pueden abarcar, pero que a partir de su creación original los organismos vivos exhiben muy pocos cambios. A pesar de que los creacionistas científicos han procurado disfrazar los aspectos religiosos de su teoría y exigen la oportunidad de que sus puntos de vista sean incorporados a los textos de biología, la mayoría de los biólogos no aceptan que estos conceptos tengan validez científica. Hasta la fecha, en los tribunales de Estados Unidos se considera que el creacionismo científico es una intrusión religiosa dado que la educación debe ser laica.

1.17 ¿Cuál es la diferencia entre evolución y selección natural?

La evolución es una teoría científicamente aceptada sobre el origen de los organismos actuales, a partir de ancestros pasados, a través de un proceso de modificaciones graduales. La selección natural es una explicación de cómo pudieron haber ocurrido dichos cambios, es decir, el mecanismo de la evolución.

El concepto de evolución ya existía entre los atenienses. En el siglo XVIII, el naturalista francés conde George de Buffon sugirió que las especies sufren cambios y que esto pudo haber coadyuvado a la diversidad de las formas animales y vegetales. Por otro lado, Erasmus Darwin, abuelo de Charles, también se apegaba al concepto de cambio en los linajes de la mayoría de las especies, aunque sus ideas no parecen haber influido en el desarrollo del concepto de Charles Darwin sobre el cambio evolutivo.

La primera teoría completa sobre un mecanismo de evolución fue postulada por Lamarck en 1801. Como Charles Darwin, Lamarck fue profundamente influido por los nuevos descubrimientos en geología, los cuales sugerían que la Tierra es muy vieja y que los procesos geológicos actuales han estado activos desde hace milenios.

1.18 ¿Cuáles son los conceptos básicos de la teoría de Lamarck sobre el mecanismo de evolución?

Lamarck creía que durante la vida de un organismo ocurren cambios en éste a consecuencia de su adaptación a un ambiente determinado. Las partes que el organismo usa se vuelven prominentes, mientras que las que no usa tienden a degenerar (**concepto del uso y desuso**). Además, consideraba que los cambios ocurridos al organismo durante la vida se transmiten a su descendencia; es decir, su prole hereda los caracteres adquiridos. La teoría de Lamarck incluía el concepto de un impulso profundamente arraigado hacia mayores niveles de complejidad dentro del organismo, como si cada criatura estuviera dotada de la voluntad de alcanzar una posición más alta en la vida.

El principal defecto de la teoría de Lamarck es considerar que los caracteres adquiridos son hereditarios. Dado el conocimiento actual del control de la herencia por el aparato genético, sabemos que únicamente los cambios en la constitución de los genes podrían ocasionar alteraciones permanentes en la progenie. Sin embargo, en la época en que Lamarck hizo su planteamiento era poco lo que se sabía sobre el mecanismo de la genética. Incluso Darwin incorporó en sus ideas algunos de los puntos de vista lamarquianos sobre la herencia de los caracteres adquiridos.

La teoría de Lamarck sobre la evolución no se debe considerar un mero error conceptual, sino más bien un paso necesario en la búsqueda de una mayor exactitud en la descripción de un proceso natural. La ciencia avanza con pasos lentos, tentativos, hacia una certeza cada vez mayor. Las verdades científicas de hoy se basan en las aventuras intelectuales de los investigadores de ayer. Dichas aventuras serían algo así como los hombros sobre los que pueden apoyarse otros investigadores para alcanzar explicaciones más fructíferas.

1.19 ¿Cómo explica la teoría de la selección natural el proceso de evolución?

La teoría darwiniana del mecanismo de la evolución explica los cambios en los organismos de esta manera:

1. En cada generación se producen más descendientes de los que realmente tienen posibilidades de sobrevivir dadas las limitaciones de recursos del hábitat, la presencia de depredadores, los peligros físicos del entorno, etc.
2. A causa de lo anterior, dentro de cada especie se compete por la supervivencia.
3. Los participantes en esa competencia no son exactamente iguales, sino que varían en mayor o menor grado.
4. En esta contienda, los organismos mejor adaptados al medio tienden a sobrevivir, en tanto que los menos aptos se extinguen. El ambiente natural es la fuerza determinante en este proceso.
5. Las variaciones que sobreviven y se reproducen transmiten sus caracteres a la siguiente generación.
6. Después de muchas generaciones, las especies tienden a conservar los caracteres de los más aptos para sobrevivir, en tanto que las características de los menos adaptados tienden a desaparecer.

Darwin no estaba seguro del origen de la diversidad en la descendencia, pero sí sabía que existen variaciones hereditarias dentro de las especies. Hoy día, estas variaciones se atribuyen a la recombinación de genes asociada a la reproducción sexual (Cap. 8) y a los cambios, conocidos como **mutaciones**, en la estructura de los genes.

1.20 ¿Qué significa "supervivencia del más apto"?

El proceso de selección parte del hecho de que los organismos mejor adaptados tienden a sobrevivir, casi como si la naturaleza hubiera elegido a unos pocos afortunados para su perpetuación. En esencia, la aptitud tiene poco que ver con cuáles individuos sobreviven por más tiempo o cuáles son los más fuertes; más bien depende de cuáles de ellos transmiten sus genes a la siguiente generación. Con todo, también es cierto que los individuos longevos tienen más tiempo para producir descendencia y que los más fuertes pueden tener mayores oportunidades de aparearse. Por lo tanto, en ambos casos la clave es el éxito **reproductivo**. El linaje de los organismos actuales es una larga cadena de vencedores reproductivos en la lucha por la supervivencia.

Cabe destacar que el éxito reproductivo no sólo requiere combatir activamente por los recursos y por aparearse, sino que puede incluir actitudes de cooperación y altruismo mediante las cuales se incrementa el éxito individual. Tampoco es un asunto de todo o nada en el que hay un solo ganador y muchos perdedores. Más bien, la lucha por la existencia y la supervivencia del más apto deben entenderse como un mecanismo de reproducción **diferencial**: los individuos con las mejores adaptaciones superan reproductivamente a los de "aptitud" inferior. A lo largo de mucho tiempo, las especies tienden a acumular los genes transmitidos por los individuos mejor adaptados.

1.21 Si la evolución da por resultado una mejor adaptación de las especies, ¿se llegará finalmente a un punto de aptitud perfecta y terminará con ello la posibilidad de cambios ulteriores?

No. Esto no ocurrirá porque el medio se encuentra en constante transformación y los grupos que hoy son los mejor adaptados, mañana serán anacrónicos. De esta manera, el proceso nunca termina. Más del 95% de todas las especies que han surgido por evolución ya están extintas, debido quizá a las transformaciones de la Tierra. Los **fósiles**, que son los restos de lo que alguna vez fueron organismos vivos, son testimonio de la gran variedad de especies que han perecido en la continua búsqueda de una capacidad de adaptación que sólo puede producir resultados temporales. Los constantes cambios en los hábitos de los organismos se encuentran inextricablemente ligados a la continuidad misma de los cambios que se suscitan en la faz de la Tierra.

Debe resaltarse que buena parte del éxito de los seres humanos al poblar este mundo se debe a su capacidad para modificar el ambiente, adaptándolo a sus necesidades, y no a la evolución hacia una

forma perfectamente adaptada a un medio en constante cambio.

1.22 ¿Cómo es posible que la selección natural, un solo mecanismo de cambio, produzca tal diversidad de formas vivas?

La mutación, aunada a la recombinación genética por reproducción sexual y reordenamiento cromosómico, produce enormes variaciones, incluso entre individuos de la misma especie. Esta diversidad abre la posibilidad de contar con numerosas respuestas adaptativas a las presiones de selección. El imperativo de adaptarse o morir opera de modo semejante dondequiera; pero la interacción entre la infinidad de presiones ambientales existentes en el planeta y la variabilidad genética disponible para enfrentarlas ha dado por resultado la enorme diversidad de formas de vida, cada una con su particular solución al problema de la supervivencia.

Los organismos no tienen que seguir una trayectoria predeterminada para acumular adaptaciones durante su desarrollo evolutivo. El resultado final de la evolución no es un tipo de vida ideal, sino un conjunto de peculiaridades funcionales (a la manera de una hipótesis). La amplia y a veces extraña variedad de criaturas de este planeta es, en sí, un tipo de evidencia de desarrollo evolutivo en oposición al creacionismo especial, pues en ella cabe esperar una mayor perfección y elegancia en las formas corporales de los seres vivos

1.23 ¿Se puede imponer un orden a la diversidad de la vida?

Por razones de comodidad y claridad, todos los organismos han sido divididos en categorías. Dichas categorías o **taxones** empiezan con la agrupación más general: el **reino**. Los reinos se subdividen en **phyla** (plural de **phylum**). Los phyla se dividen a su vez en **clases**, las clases en **órdenes**, los órdenes en **familias**, las familias en **géneros** y los géneros en **especies**. La especie es la unidad de clasificación más pequeña y mejor definida. Una especie es un grupo de organismos semejantes que comparten la misma poza génica: al aparearse producen descendencia fecunda. La ubicación de cierto organismo dentro de una serie particular de categorías taxonómicas se basa en las supuestas relaciones evolutivas del individuo con los demás miembros del grupo taxonómico. Así, monos, simios y seres humanos comparten características que los colocan en reino, phylum, clase y orden idénticos aunque divergen en el nivel de familia.

1.24 ¿Cuáles son los cinco reinos y cuáles las características distintivas de cada uno?

Reino	Características distintivas	Ejemplos de organismos
1. Moriera	Organismos procarióticos unicelulares: células sin núcleos y sin otras partes especializadas	Bacterias
2. Protista	Organismos eucarióticos unicelulares: células con núcleos y muchas estructuras internas especializadas	Protozoarios
3. Plantee	Organismos eucarióticos pluricelulares que producen su propio alimento	Helechos, árboles
4. Fungí	Organismos vegetaloides eucarióticos, unicelulares o pluricelulares, que obtienen su alimento absorbiéndolo del medio	Levaduras, mohos
5. Animalia	Organismos eucarióticos pluricelulares que deben capturar su alimento y digerirlo internamente	Peces, aves, vacas

Problemas complementarios

- 1.25** La ciencia tiende primordialmente a resolver cuestiones relacionadas con a) el porqué, b) el cómo, c) la ótica, d) la lógica.
- 1.26** La inducción se usa para a) probar hipótesis. £>) descubrir correlaciones entre hechos, c) plantear hipótesis, d) ninguna de las opciones anteriores.
- 1.27** El método científico fue creado por a) Darwin. b) Buffon. c) Bacon. d) Lamarck.
- 1.28** Una buena hipótesis debe ser a) refutable. b) compatible con la información, c) la explicación más sencilla, d) todas las opciones anteriores.
- 1.29** Una hipótesis que ha sido confirmada muchas veces se denomina a) teoría, b) ley religiosa. c) pseudociencia. d) ninguna de las opciones anteriores.
- 1.30** Para un biólogo, la vida es en esencia a) espiritual, b) fisicoquímica, c) mecánica, d) ninguna de las opciones anteriores.
- 1.31** El estudio de los animales se denomina a) botánica, b) zoología, c) citología, d) evolución.
- 1.32** La fijeza (inalterabilidad) de las especies es una suposición de los a) lamarquistas. b) creadoristas especiales, c) evolucionistas, d) ecologistas.
- 1.33** Evolución y selección natural son conceptos idénticos.
a) Verdadero, b) Falso.
- 1.34** Lamarck creía en la herencia de los caracteres adquiridos.
a) Verdadero, b) Falso.
- 1.35** Darwin fue un famoso experto en genética,
a) Verdadero, b) Falso.
- 1.36** La evolución es un proceso que ocurre sobre un planeta inalterable.
a) Verdadero, b) Falso.
- 1.37** Los seres humanos y los simios pertenecen a la misma especie.
a) Verdadero, b) Falso.
- 1.38** Las bacterias tienen células cuyos núcleos son enormes.
a) Verdadero. £>) Falso.

Respuestas

- | | | | |
|----------------|----------------|----------------|----------------|
| 1.25 b) | 1.29 a) | 1.33 b) | 1.37 b) |
| 1.26 c) | 1.30 b) | 1.34 a) | 1.38 b) |
| 1.27 c) | 1.31 b) | 1.35 b) | |
| 1.28 d) | 1.32 b) | 1.36 b) | |

La química de la vida: perspectiva inorgánica

2

2.1 ÁTOMOS, MOLÉCULAS Y ENLACES QUÍMICOS

Toda la materia consta de unidades simples denominadas **átomos**. Aunque la palabra **átomo** significa algo que no puede ser fraccionado (a, "sin"; *tornee*, "corte"), lo cierto es que estas partículas elementales están integradas por muchas partes más pequeñas, las cuales también son divisibles. Los **elementos** son sustancias formadas por un mismo tipo de átomos. Los **compuestos** están integrados por unidades llamadas **moléculas**, las cuales son asociaciones estrechas de átomos (en el caso de los compuestos, los átomos son diferentes) unidos de una manera precisa.

La materia puede existir en tres estados, según las condiciones de temperatura y presión y de la naturaleza de la sustancia. El estado **sólido** posee volumen y forma definidos; el estado **líquido** tiene volumen definido, mas no forma definida; y el estado **gaseoso** carece de volumen y forma definidos. El movimiento molecular o atómico alcanza sus límites máximos en los gases y es relativamente lento en los sólidos.

Cada átomo está formado por un núcleo con carga positiva y un conjunto de electrones orbitales con carga negativa. Un átomo sencillo, como el de hidrógeno, sólo posee 1 electrón circulando en torno al núcleo, pero los átomos más complejos pueden tener hasta 106 electrones en las diversas **capas electrónicas** concéntricas

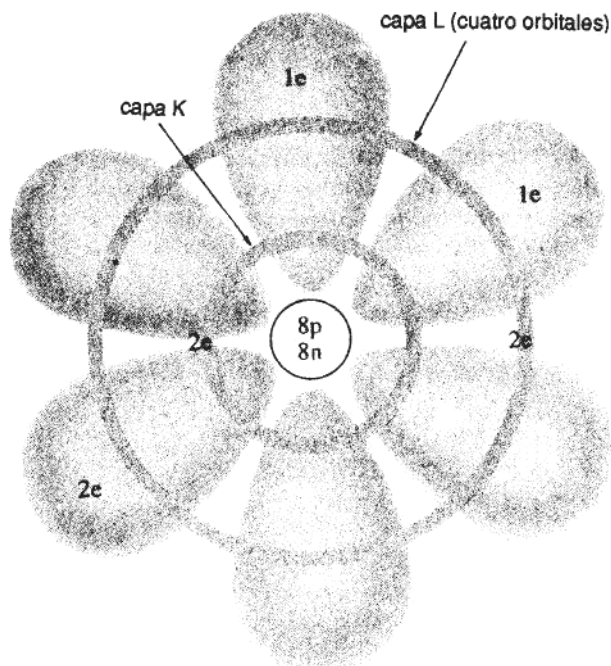


Fig. 2.1

que envuelven el núcleo. Cada capa puede contener uno o más **orbitales**, en los que se encuentran los electrones. Todos los átomos de un elemento poseen el mismo número de electrones orbitantes, cifra que siempre es igual a la de **protones** positivamente cargados presentes en el núcleo. Este número balanceado de cargas es el número atómico del elemento. Sin embargo, los **pesos atómicos** de un elemento dado pueden diferir en virtud de la presencia de distintos números de **neutrones** sin carga en sus núcleos. Estas variantes del elemento se denominan **isótopos**.

EJEMPL01 El oxígeno es un elemento con número atómico de 8 y peso atómico de 16. Su núcleo contiene ocho protones y ocho neutrones. Hay ocho electrones circulando en torno al núcleo. Dos de estos últimos se localizan en el único orbital esférico de la primera capa (K) o nivel de energía. La segunda capa electrónica (L), en la cual pueden alojarse hasta ocho electrones, contiene los seis que faltan. Estos electrones se encuentran repartidos en orbitales que contienen dos cada uno. En el caso del oxígeno, uno de los cuatro orbitales de la segunda capa no contiene electrones (Fig. 2.1).

Los electrones que ocupan orbitales cercanos al núcleo tienen menos energía asociada con su rápido giro orbital que los electrones situados en orbitales más lejanos. Así, cuando un átomo absorbe energía, uno de sus electrones se desplaza de un orbital situado en un nivel de baja energía, cercano al núcleo, a otro correspondiente a un nivel de mayor energía y más lejano. Como no existen electrones en el espacio situado entre uno y otro de los bien definidos orbitales, los intercambios de energía que afectan al átomo sólo pueden ocurrir, según la teoría moderna (consúltese el libro de Química básica de la serie *Schaum's*), como "paquetes" enteros denominados **cuantos**, equivalentes al promedio de la diferencia de energía entre dos orbitales cualesquiera. Cuando un electrón excitado desciende otra vez al orbital en el que estaba, la diferencia de energía se manifiesta porque el átomo emite cuantos en forma de luz. Los electrones poseen otras propiedades; por ejemplo, el **espín**.

Los átomos interactúan para formar comunidades químicas. Los átomos estrechamente unidos que forman las moléculas comunales, se mantienen juntos gracias a los enlaces químicos. Dichos enlaces son resultado de la tendencia de los átomos a completar sus capas

electrónicas externas. Los gases nobles —elementos inertes como el neón y el helio— son los únicos que tienen capas electrónicas externas completas. Los demás elementos sufren cambios que los conducen hacia conformaciones más estables en las que las capas externas se rellenan con electrones.

Una manera de lograr esa conformación más estable es que un átomo con muy pocos electrones en su capa externa los done a un átomo cuya capa externa está casi completa. Cuando eso sucede, el átomo donador de electrones queda con más protones que electrones y, por tanto, adquiere una carga positiva; tal átomo se denomina **catión**. El que recibe los electrones adquiere una carga negativa y se llama **anión**. Estos dos **iones** con cargas opuestas son atraídos electrostáticamente uno hacia el otro y se dice que los une un enlace **iónico** o **polar**.

EJEMPLO 2 El sodio (Na), un metal corrosivo, tiene número atómico 11, de modo que su tercera capa electrónica (M) sólo contiene un electrón. (La capa K alberga dos electrones y la capa L puede contener ocho, de modo que sólo queda un electrón para la capa M.) El cloro (Cl), un gas venenoso cuyo número atómico es 17, posee siete electrones en su capa más externa ($17 - 2 - 8 = 7$). En la interacción de estos dos átomos, el sodio dona un electrón al cloro. Ahora, el sodio tiene completa su segunda capa, que se convirtió en la más externa, mientras que el cloro tiene ocho electrones en su capa externa. Puesto que el Na cedió un electrón, tiene una carga positiva de +1; el Cl, que recibió ese electrón, ahora posee una carga negativa de -1 y se ha unido electrostáticamente al sodio para formar cloruro de sodio NaCl, la sal común.

La segunda manera de unión de los átomos para completar sus capas electrónicas externas es **compartir** un par de electrones. Cada uno de los dos átomos del enlace aporta un electrón para formar el par compartido. Este par de electrones constituye un enlace **covalente** que mantiene unidos los átomos. En la fórmula de un compuesto, este tipo de enlace se representa por medio de una línea.

EJEMPLO 3 El hidrógeno (H) contiene un solo electrón en su capa externa (K), de modo que necesita otro para completarla. El oxígeno posee seis electrones en su capa externa, la cual se completa con ocho. Un átomo de

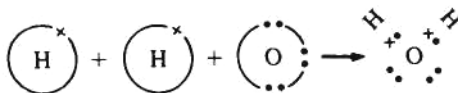


Fig. 2.2

LA QUÍMICA DE LA VIDA: PERSPECTIVA INORGÁNICA

1		3		4		5		6		7		8		9		10	
número atómico	nombre	número atómico	nombre	número atómico	nombre	número atómico	nombre	número atómico	nombre	número atómico	nombre	número atómico	nombre	número atómico	nombre	número atómico	nombre
1	H Hidrógeno	3	Li Litio	4	Be Berilio	5	B Boro	6	C Carbono	7	N Nitrógeno	8	O Oxígeno	9	F Fluor	10	Ne Neón
2	He Helio	11	Na Sodio	12	Mg Magnesio	13	Al Aluminio	14	Si Silicio	15	P Fósforo	16	S Azufre	17	Cl Cloro	18	Ar Argón
3	Li Litio	19	K Potasio	20	Ca Calcio	21	Sc Escandio	22	Ti Titanio	23	V Vanadio	24	Cr Cromo	25	Mn Manganeso	26	Fe Hierro
4	Be Berilio	27	Co Cobalto	28	Ni Níquel	29	Cu Cobre	30	Zn Zinc	31	Ga Galio	32	Ge Germanio	33	As Arsénico	34	Se Selenio
5	B Boro	37	Rb Rubidio	38	Sr Estroncio	39	Y Itrio	40	Zr Zirconio	41	Nb Niobio	42	Mo Molibdeno	43	Tc Tecnecio	44	Ru Rutenio
6	C Carbono	55	Cs Cesio	56	Ba Bario	57-71	Víase Tabla Periódica	72	Hf Hafnio	73	Ta Tantalio	74	W Wolframio	75	Re Renio	76	Os Osmio
7	N Nitrógeno	87	Ra Radio	88	Ra Radio	89-103	Víase Tabla Periódica	104	Rf Rutherfordio	105	Hs Hainio	106	U Ununhexio	107	Uu Ununheptio	108	Uu Ununoctio
8	O Oxígeno	85	Rb Rubidio	86	Kr Cripton	108	Uu Ununoctio	109	Uu Ununheptio	110	Uu Ununoctio	111	Uu Ununoctio	112	Uu Ununoctio	113	Uu Ununoctio
9	F Fluor	53	I Yodo	54	Xe Xenón	112	Uu Ununoctio	113	Uu Ununheptio	114	Uu Ununoctio	115	Uu Ununoctio	116	Uu Ununoctio	117	Uu Ununoctio
10	Ne Neón	83	Bi Bismuto	84	Po Polonio	114	Uu Ununoctio	115	Uu Ununheptio	116	Uu Ununoctio	117	Uu Ununoctio	118	Uu Ununoctio	119	Uu Ununoctio
11	Na Sodio	81	Tl Talio	82	Pb Plomo	116	Uu Ununoctio	117	Uu Ununheptio	118	Uu Ununoctio	119	Uu Ununoctio	120	Uu Ununoctio	121	Uu Ununoctio
12	Mg Magnesio	80	Hg Mercurio	81	Tl Talio	117	Uu Ununoctio	118	Uu Ununheptio	119	Uu Ununoctio	120	Uu Ununoctio	121	Uu Ununoctio	122	Uu Ununoctio
13	Al Aluminio	79	Au Oro	80	Hg Mercurio	118	Uu Ununoctio	119	Uu Ununheptio	120	Uu Ununoctio	121	Uu Ununoctio	122	Uu Ununoctio	123	Uu Ununoctio
14	Si Silicio	78	Pt Platino	79	Au Oro	119	Uu Ununoctio	120	Uu Ununheptio	121	Uu Ununoctio	122	Uu Ununoctio	123	Uu Ununoctio	124	Uu Ununoctio
15	P Fósforo	77	Ir Iridio	78	Pt Platino	120	Uu Ununoctio	121	Uu Ununheptio	122	Uu Ununoctio	123	Uu Ununoctio	124	Uu Ununoctio	125	Uu Ununoctio
16	S Azufre	76	Pd Paladio	77	Ir Iridio	121	Uu Ununoctio	122	Uu Ununheptio	123	Uu Ununoctio	124	Uu Ununoctio	125	Uu Ununoctio	126	Uu Ununoctio
17	Cl Cloro	75	Rh Rodio	76	Os Osmio	122	Uu Ununoctio	123	Uu Ununheptio	124	Uu Ununoctio	125	Uu Ununoctio	126	Uu Ununoctio	127	Uu Ununoctio
18	Ar Argón	74	Pd Paladio	75	Os Osmio	123	Uu Ununoctio	124	Uu Ununheptio	125	Uu Ununoctio	126	Uu Ununoctio	127	Uu Ununoctio	128	Uu Ununoctio
19	K Potasio	73	Rh Rodio	74	Os Osmio	124	Uu Ununoctio	125	Uu Ununheptio	126	Uu Ununoctio	127	Uu Ununoctio	128	Uu Ununoctio	129	Uu Ununoctio
20	Ca Calcio	72	Pt Platino	73	Os Osmio	125	Uu Ununoctio	126	Uu Ununheptio	127	Uu Ununoctio	128	Uu Ununoctio	129	Uu Ununoctio	130	Uu Ununoctio
21	Sc Escandio	71	Pt Platino	72	Os Osmio	126	Uu Ununoctio	127	Uu Ununheptio	128	Uu Ununoctio	129	Uu Ununoctio	130	Uu Ununoctio	131	Uu Ununoctio
22	Ti Titanio	70	Pt Platino	71	Os Osmio	127	Uu Ununoctio	128	Uu Ununheptio	129	Uu Ununoctio	130	Uu Ununoctio	131	Uu Ununoctio	132	Uu Ununoctio
23	V Vanadio	69	Pt Platino	70	Os Osmio	128	Uu Ununoctio	129	Uu Ununheptio	130	Uu Ununoctio	131	Uu Ununoctio	132	Uu Ununoctio	133	Uu Ununoctio
24	Cr Cromo	68	Pt Platino	69	Os Osmio	129	Uu Ununoctio	130	Uu Ununheptio	131	Uu Ununoctio	132	Uu Ununoctio	133	Uu Ununoctio	134	Uu Ununoctio
25	Mn Manganeso	67	Pt Platino	68	Os Osmio	130	Uu Ununoctio	131	Uu Ununheptio	132	Uu Ununoctio	133	Uu Ununoctio	134	Uu Ununoctio	135	Uu Ununoctio
26	Fe Hierro	66	Pt Platino	67	Os Osmio	131	Uu Ununoctio	132	Uu Ununheptio	133	Uu Ununoctio	134	Uu Ununoctio	135	Uu Ununoctio	136	Uu Ununoctio
27	Co Cobalto	65	Pt Platino	66	Os Osmio	132	Uu Ununoctio	133	Uu Ununheptio	134	Uu Ununoctio	135	Uu Ununoctio	136	Uu Ununoctio	137	Uu Ununoctio
28	Ni Níquel	64	Pt Platino	65	Os Osmio	133	Uu Ununoctio	134	Uu Ununheptio	135	Uu Ununoctio	136	Uu Ununoctio	137	Uu Ununoctio	138	Uu Ununoctio
29	Cu Cobre	63	Pt Platino	64	Os Osmio	134	Uu Ununoctio	135	Uu Ununheptio	136	Uu Ununoctio	137	Uu Ununoctio	138	Uu Ununoctio	139	Uu Ununoctio
30	Zn Zinc	62	Pt Platino	63	Os Osmio	135	Uu Ununoctio	136	Uu Ununheptio	137	Uu Ununoctio	138	Uu Ununoctio	139	Uu Ununoctio	140	Uu Ununoctio
31	Ga Galio	61	Pt Platino	62	Os Osmio	136	Uu Ununoctio	137	Uu Ununheptio	138	Uu Ununoctio	139	Uu Ununoctio	140	Uu Ununoctio	141	Uu Ununoctio
32	Ge Germanio	60	Pt Platino	61	Os Osmio	137	Uu Ununoctio	138	Uu Ununheptio	139	Uu Ununoctio	140	Uu Ununoctio	141	Uu Ununoctio	142	Uu Ununoctio
33	As Arsénico	59	Pt Platino	60	Os Osmio	138	Uu Ununoctio	139	Uu Ununheptio	140	Uu Ununoctio	141	Uu Ununoctio	142	Uu Ununoctio	143	Uu Ununoctio
34	Se Selenio	58	Pt Platino	59	Os Osmio	139	Uu Ununoctio	140	Uu Ununheptio	141	Uu Ununoctio	142	Uu Ununoctio	143	Uu Ununoctio	144	Uu Ununoctio
35	Br Bromo	57	Pt Platino	58	Os Osmio	140	Uu Ununoctio	141	Uu Ununheptio	142	Uu Ununoctio	143	Uu Ununoctio	144	Uu Ununoctio	145	Uu Ununoctio
36	Kr Cripton	56	Pt Platino	57	Os Osmio	141	Uu Ununoctio	142	Uu Ununheptio	143	Uu Ununoctio	144	Uu Ununoctio	145	Uu Ununoctio	146	Uu Ununoctio
37	Rb Rubidio	55	Pt Platino	56	Os Osmio	142	Uu Ununoctio	143	Uu Ununheptio	144	Uu Ununoctio	145	Uu Ununoctio	146	Uu Ununoctio	147	Uu Ununoctio
38	Sr Estroncio	54	Pt Platino	55	Os Osmio	143	Uu Ununoctio	144	Uu Ununheptio	145	Uu Ununoctio	146	Uu Ununoctio	147	Uu Ununoctio	148	Uu Ununoctio
39	Y Itrio	53	Pt Platino	54	Os Osmio	144	Uu Ununoctio	145	Uu Ununheptio	146	Uu Ununoctio	147	Uu Ununoctio	148	Uu Ununoctio	149	Uu Ununoctio
40	Zr Zirconio	52	Pt Platino	53	Os Osmio	145	Uu Ununoctio	146	Uu Ununheptio	147	Uu Ununoctio	148	Uu Ununoctio	149	Uu Ununoctio	150	Uu Ununoctio
41	Nb Niobio	51	Pt Platino	52	Os Osmio	146	Uu Ununoctio	147	Uu Ununheptio	148	Uu Ununoctio	149	Uu Ununoctio	150	Uu Ununoctio	151	Uu Ununoctio
42	Mo Molibdeno	50	Pt Platino	51	Os Osmio	147	Uu Ununoctio	148	Uu Ununheptio	149	Uu Ununoctio	150	Uu Ununoctio	151	Uu Ununoctio	152	Uu Ununoctio
43	Tc Tecnecio	49	Pt Platino	50	Os Osmio	148	Uu Ununoctio	149	Uu Ununheptio	150	Uu Ununoctio	151	Uu Ununoctio	152	Uu Ununoctio	153	Uu Ununoctio
44	Ru Rutenio	48	Pt Platino	49	Os Osmio	149	Uu Ununoctio	150	Uu Ununheptio	151	Uu Ununoctio	152	Uu Ununoctio	153	Uu Ununoctio	154	Uu Ununoctio
45	Rh Rodio	47	Pt Platino	48	Os Osmio	150	Uu Ununoctio	151	Uu Ununheptio	152	Uu Ununoctio	153	Uu Ununoctio	154	Uu Ununoctio	155	Uu Ununoctio
46	Pd Paladio	46	Pt Platino	47	Os Osmio	151	Uu Ununoctio	152	Uu Ununheptio	153	Uu Ununoctio	154	Uu Ununoctio	155	Uu Ununoctio	156	Uu Ununoctio
47	Ag Plata	45	Pt Platino	46	Os Osmio	152	Uu Ununoctio	153	Uu Ununheptio	154	Uu Ununoctio	155	Uu Ununoctio	156	Uu Ununoctio	157	Uu Ununoctio
48	Cd Cadmio	44	Pt Platino	45	Os Osmio	153	Uu Ununoctio	154	Uu Ununheptio	155	Uu Ununoctio	156	Uu Ununoctio	157	Uu Ununoctio	158	Uu Ununoctio
49	In Indio	43	Pt Platino	44	Os Osmio	154	Uu Ununoctio	155	Uu Ununheptio	156	Uu Ununoctio	157	Uu Ununoctio	158	Uu Ununoctio	159	Uu Ununoctio
50	Sn Estaño	42	Pt Platino	43	Os Osmio	155	Uu Ununoctio	156	Uu Ununheptio	157	Uu Ununoctio	158	Uu Ununoctio	159	Uu Ununoctio	160	Uu Ununoctio
51	Sb Antimonio	41	Pt Platino	42	Os Osmio	156	Uu Ununoctio	157	Uu Ununheptio	158	Uu Ununoctio	159	Uu Ununoctio	160	Uu Ununoctio	161	Uu Ununoctio
52	Te Telurio	40	Pt Platino	41	Os Osmio	157	Uu Ununoctio	158	Uu Ununheptio	159	Uu Ununoctio	160	Uu Ununoctio	161	Uu Ununoctio	162	Uu Ununoctio
53	I Yodo	39	Pt Platino	40	Os Osmio	158	Uu Ununoctio	159	Uu Ununheptio	160	Uu Ununoctio	161	Uu Ununoctio	162	Uu Ununoctio	163	Uu Ununoctio
54	Xe Xenón	38	Pt Platino	39	Os Osmio	159	Uu Ununoctio	160	Uu Ununheptio	161	Uu Ununoctio	162	Uu Ununoctio	163	Uu Ununoctio	164	Uu Ununoctio
55	Cs Cesio	37	Pt Platino	38	Os Osmio	160	Uu Ununoctio	161	Uu Ununheptio	162	Uu Ununoctio	163	Uu Ununoctio	164	Uu Ununoctio	165	Uu Ununoctio
56	Ba Bario	36	Pt Platino	37	Os Osmio	161	Uu Ununoctio	162	Uu Ununheptio	163	Uu Ununoctio	164	Uu Ununoctio	165	Uu Ununoctio	166	Uu Ununoctio
57-71	Víase Tabla Periódica	35	Pt Platino	36	Os Osmio	162	Uu Ununoctio	163	Uu Ununheptio	164	Uu Ununoctio	165	Uu Ununoctio	166	Uu Ununoctio	167	Uu Ununoctio
72	Hf Hafnio	34	Pt Platino	35	Os Osmio	163	Uu Ununoctio	164	Uu Ununheptio	165	Uu Ununoctio	166	Uu Ununoctio	167	Uu Ununoctio	168	Uu Ununoctio
73	Ta Tantalio	33	Pt Platino	34	Os Osmio	164	Uu Ununoctio	165	Uu Ununheptio	166	Uu Ununoctio	167	Uu Ununoctio	168	Uu Ununoctio	169	Uu Ununoctio
74	W Wolframio	32	Pt Platino	33	Os Osmio	165	Uu Ununoctio	166	Uu Ununheptio	167	Uu Ununoctio	168	Uu Ununoctio	169	Uu Ununoctio	170	Uu Ununoctio
75	Re Renio	31	Pt Platino	32	Os Osmio	166	Uu Ununoctio	167	Uu Ununheptio	168	Uu Ununoctio	169	Uu Ununoctio	170	Uu Ununoctio	171	Uu Ununoctio
76	Os Osmio	30	Pt Platino	31	Os Osmio	167	Uu Ununoctio	168	Uu Ununheptio	169	Uu Ununoctio	170	Uu Ununoctio	171	Uu Ununoctio	172	Uu Ununoctio
77	Ir Iridio	29	Pt Platino	30	Os Osmio	168	Uu Ununoctio	169	Uu Ununheptio	170	Uu Ununoctio	171	Uu Ununoctio	172	Uu Ununoctio	173	Uu Ununoctio
78	Pt Platino	28	Pt Platino	29	Os Osmio	169	Uu Ununoctio	170	Uu Ununheptio	171	Uu Ununoctio	172	Uu Ununoctio	173	Uu Ununoctio	174	Uu Ununoctio
79	Au Oro	27	Pt Platino	28	Os Osmio	170	Uu Ununoctio	171	Uu Ununheptio	172	Uu Ununoctio	173	Uu Ununoctio	174	Uu Ununoctio	175	Uu Ununoctio
80	Hg Mercurio	26															

el mismo número de electrones en sus capas externas, de modo que se observa periodicidad (recurrencia) de las propiedades químicas al avanzar en la tabla desde los elementos más sencillos hasta los más complejos. Helio, neón, argón, etc. son **gases nobles** y su propiedad particular de ausencia de reactividad se repite cada vez que se llega al grupo cuyos integrantes tienen completa su capa electrónica externa. Existe una relación similar en el caso de los metales litio, sodio, potasio y otros, los cuales poseen en su capa externa un electrón que tienden a ceder durante la interacción con otros átomos. La disposición de los átomos dentro de una tabla de este tipo confiere orden a los ciento y tantos elementos conocidos y presenta, de modo sencillo, la relación que hay entre la estructura atómica y la función química al avanzar de los átomos más simples a los más complejos.

2.2 LAS REACCIONES QUÍMICAS Y EL CONCEPTO DE EQUILIBRIO

Las reacciones químicas se representan por medio de ecuaciones en las que las moléculas reactivas (**reactivos**) se escriben a la izquierda y los **productos**, a la derecha. Una flecha señala el sentido de la reacción. Las sustancias que participan en la reacción se representan por medio de **fórmulas empíricas**, una forma abreviada de representar la constitución de las moléculas de cada una. Cada elemento de la molécula se escribe como un símbolo característico (p.e. H para hidrógeno y O para oxígeno) y el número de átomos se expresa por medio de un subíndice a la derecha de cada símbolo (p. ej. H₂O). El número de moléculas participantes se indica como un coeficiente numérico a la izquierda de cada molécula (p. ej. 2H₂O).

Algunas reacciones son de descomposición sencilla y se escriben como AB → A + B. Otras son de combinación sencilla: A + B → AB. Las reacciones más complejas pueden incluir la interacción de dos o más moléculas para formar productos muy diferentes a las moléculas reactivas: A + B → C + D. En todas estas reacciones, los números y los tipos de **átomos** que aparecen a la izquierda deben quedar debidamente balanceados a la derecha.

Son pocas las reacciones en las que se agotan por completo los reactivos; lo más común es que se llegue a un estado de **equilibrio** en el que la interacción de los reactivos para formar los productos queda compensada por la reacción inversa, en la cual los productos interactúan para formar los reactivos. La **ley de acción de masas** afirma que, en el equilibrio, el producto de las concentraciones molares de las moléculas del lado derecho de la ecuación, dividido entre el producto de las concentraciones molares de los reactivos, siempre será una constante. (Las concentraciones molares se explican

más adelante.) Si la reacción tiende a alcanzar el equilibrio con una mayor cantidad del producto, su **constante de equilibrio** es grande. Si los reactivos tienden a predominar (es decir, si la reacción avanza poco hacia la derecha), la constante de equilibrio es pequeña. Si se agregaran al sistema algunas moléculas de reactivo o de producto, la reacción se alteraría para alcanzar de nuevo un estado en el cual las concentraciones volvieran a quedar en una proporción equivalente a la constante de equilibrio. En la ecuación A + B → C + D, la ley de acción de masas se representaría como

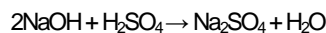
$$\frac{[C] \cdot [D]}{[A] \cdot [B]} = k$$

donde [] representa las concentraciones molares y *k* es la constante de equilibrio.

La **concentración** es una medida de la cantidad de una sustancia determinada en un volumen dado. Como la tendencia de casi todas las reacciones a ocurrir se basa en parte en el grado de hacinamiento de las moléculas reactivas, la concentración es un factor importante en la determinación de los fenómenos químicos. Una manera común de expresar la concentración de una solución es en moles de soluto por litro de solución (molaridad). Un mol, que es el peso molecular de una molécula expresado en gramos, puede concebirse mentalmente como un número específico de átomos o moléculas. Un mol de cualquier compuesto contiene 6.02 × 10²³ moléculas. Entonces, 1 mol de H₂O contiene el mismo número de moléculas que 1 mol de CO₂; lo mismo podría decirse si se tratara de 2 moles o de $\sqrt{13}$ mol de esas sustancias. Siguiendo un razonamiento semejante, una solución 1 molar (1 M) contiene el doble de moléculas de soluto que una solución 0.5 M. Como las moléculas son las unidades asociadas con las transformaciones químicas, la concentración molar garantiza la cuantificación uniforme de las unidades interactuantes y es más significativa que los pesos absolutos al evaluar las interacciones químicas.

En algunos casos se prefiere el uso de la **normalidad** (N) en vez de la molaridad para expresar la concentración. Como la normalidad equivale a la molaridad dividida entre la **valencia** o **potencia química** de una molécula, representa de modo más exacto la reactividad química de las sustancias en solución. Se necesita la mitad de las sustancias con potencia de combinación 2, comparadas con las sustancias de valencia 1, para lograr un efecto determinado.

EJEMPLO 5 La base NaOH reacciona con el ácido H₂SO₄ para formar agua y la sal Na₂SO₄. He aquí la ecuación balanceada de esta reacción



Si se tuviera que usar un litro de NaOH 1 M bastarla con un

litro de H_2SO_4 en concentración de apenas 0.5 *M*, pues se dispondría de suficiente ácido para que ocurriera la reacción, ya que en la ecuación puede verse que sólo se necesita la mitad de moles de H_2O_4 . Empero, si la concentración se midiera usando la normalidad, para un litro de NaOH 1 *N* sería necesario un litro de H_2SO_4 1 *N*. Esto se debe a que la valencia del ion SO_4^{2-} es -2 y, como ya se explicó, la normalidad equivale a la molaridad dividida entre la valencia. Por tanto, una solución 1 *N* de H_2SO_4 es igual que una solución 0.5 *M*, es decir, la misma concentración usada cuando se empleó como medida la molaridad.

2.3 PROPIEDADES COLIGATIVAS DE LAS SOLUCIONES

La presencia de solutos (partículas disueltas) en un disolvente tiende a abatir la **presión de vapor**, es decir, la tendencia de las moléculas del líquido a escapar. Asimismo, las partículas de soluto abaten el punto de congelación y elevan el punto de ebullición. Como se explica enseguida, la **presión osmótica** también aumenta. Estas cualidades se denominan en conjunto propiedades **coligativas** de la solución. Sólo las afecta el número de partículas, mas no los tipos o la reactividad química de éstas. Si una molécula en particular se disocia formando varios iones, influye sobre las propiedades coligativas en la misma medida de su disociación; por ejemplo, si un compuesto se disocia formando dos iones, una solución 1 *M* de la sustancia se comporta como si estuviera más cercana a 2 *M* en términos de sus efectos sobre la osmosis, el abatimiento del punto de congelación, etc.

Si se dividiera un recipiente en dos compartimientos por medio de una membrana impermeable al soluto, mas no al disolvente (**membrana semipermeable**), y se pusieran concentraciones diferentes de una solución en uno y otro lado de dicha membrana, las moléculas del soluto no podrían atravesarla, pero las del disolvente sí pasarían hacia el compartimiento en el que están menos aglomeradas. Puesto que el compartimiento más diluido contiene más moléculas del disolvente que el concentrado, el agua o cualquier otro disolvente similar tienden a moverse de las menores a las mayores concentraciones del soluto. Este fenómeno se conoce como **osmosis**. La presión ejercida por la tendencia de las moléculas del disolvente a pasar a través de la membrana se denomina **presión osmótica**. Conforme aumenta el volumen de solución en uno de los compartimientos respecto al otro, dicha solución se eleva dentro del recipiente hasta que las fuerzas gravitatorias asociadas con el incremento de altura en el compartimiento más concentrado igualan la presión osmótica, debida a la diferencia de concentraciones. Si se consideran los cambios continuos de concentración, el incremento de altura de una columna de líquido dentro de su recipiente sirve para calcular la presión osmótica.

2.4 LAS LEYES DE LA TERMODINÁMICA

La **termodinámica** estudia las transformaciones de la energía en todas sus formas. Aunque la palabra significa literalmente "movimiento" o "cambio de calor", las reglas aplicables a las transformaciones del calor (térmicas) pueden usarse para describir los cambios de energía en general gracias a que todas las formas de energía son degradables a calor.

Energía es la capacidad de realizar trabajo. **Trabajo** se define tradicionalmente como una fuerza que actúa a través de una distancia. **Fuerza** se refiere a un empujón o un tirón que altera el movimiento de un cuerpo. En biología, la energía sirve para contrarrestar las tendencias físicas naturales; por ejemplo, para mover moléculas de azúcar en contra de su gradiente de concentración.

La energía tiene diversas formas. **Calor** es la energía asociada con el rápido movimiento interno de las moléculas de líquidos y gases. **Energía mecánica** es la que está presente en el movimiento de los cuerpos; **energía química** es la encerrada en los enlaces que mantienen unidos los átomos de las moléculas; y **energía radiante** es la que emiten el Sol y otras fuentes de energía que se propaga en forma de ondas. Todos los tipos de energía pueden existir en forma real; por ejemplo, la energía **cinética** de una roca que va cayendo, o en forma **potencial**, como la energía potencial de una roca situada en la cima de una montaña o la de ciertas moléculas orgánicas que poseen enlaces químicos de alta energía, la cual queda libre al romperse dichos enlaces.

En el mundo natural, las tres leyes de la termodinámica rigen todas las transformaciones de energía. La primera de ellas, denominada **ley de la conservación de la energía**, afirma que la energía ni se crea ni se destruye. Hoy día, los físicos consideran que la materia es un caso especial de energía, de modo que las reacciones asociadas con la fisión o la fusión atómicas pueden explicarse en términos de la primera ley. En las bombas atómica y de hidrógeno, una pequeña cantidad de masa se convierte en grandes cantidades de energía conforme a la ecuación de Albert Einstein, $E = mc^2$, en la cual la masa consumida se multiplica por la velocidad de la luz elevada al cuadrado.

De cuando en cuando, la segunda ley de la termodinámica se enuncia en términos de transferencia de calor: el calor pasa de los cuerpos calientes a los fríos. Sin embargo, este enunciado no basta para comprender la verdadera importancia de la segunda ley. He aquí una mejor explicación: en toda transformación, la energía tiende a perder su capacidad para realizar trabajo útil. Dado que el trabajo útil se relaciona con un incremento del orden, la segunda ley también puede expresarse como la tendencia natural de los sistemas a entrar en estados de mayor desorden o aleatoriedad. Para referirse al desorden se usa la palabra **entropía**, aunque este término también puede definirse como una medida de la

indisponibilidad de la energía para efectuar trabajo útil (una consecuencia del desorden). Otra alternativa es considerar la segunda ley en términos de energía potencial: en cualquier reacción espontánea, es decir, una en la que no se necesita energía externa, la energía potencial tiende a disminuir. Estos enunciados se pueden resumir en la conclusión, un tanto pesimista, de que el universo se está degradando y de que toda la energía acabará por distribuirse de modo uniforme en un ambiente en el cual no será posible un solo intercambio más de energía, porque la entropía alcanzará su máximo nivel.

La tercera ley afirma que sólo un cristal perfecto, equivalente a un sistema de máximo orden, a -273°C (cero absoluto da temperatura) carece de entropía. Como esta condición ideal jamás ocurre, todos los sistemas naturales se caracterizan por cierto grado de desorden.

Toda reacción cuyo resultado sea la emisión de **energía libre**, forma de energía asociada con la realización de trabajo útil, se clasifica como exergónica. Las reacciones de este tipo tienden a ocurrir espontáneamente. Por lo común, en los seres vivos las reacciones exergónicas se relacionan con la degradación de moléculas complejas, cuyos enlaces representan un almacén de formas de energía ordenadas, para producir moléculas más sencillas cuyos enlaces pertenecen a órdenes de energía mucho menores. Una analogía que ejemplifica la índole de tales reacciones es una piedra que rueda cuesta abajo desde la cumbre de un cerro. La energía necesaria para colocar la piedra en la cima existe como energía potencial (almacenada) en virtud de la posición elevada de dicha piedra. Ésta puede rodar cuesta abajo sin necesidad de energía externa y, al hacerlo, libera su energía almacenada, la cual se convierte en energía mecánica conforme la piedra avanza hacia abajo. La energía del movimiento se llama **energía cinética**, palabra derivada de una raíz griega que significa "movimiento". Aunque la piedra tiende a rodar cuesta abajo, quizá necesite un empujón para iniciar su movimiento. Ese empujón representa la **energía de activación** necesaria para que comiencen las reacciones, incluso las espontáneas. No toda la energía almacenada se libera en forma de energía mecánica, pues parte de la energía se desprende en forma de calor durante el movimiento de la piedra, que sufre fricción contra la superficie del cerro.

Las reacciones en las que ocurre un cambio desde un estado de baja energía hasta uno de alta energía se llaman **endergónicas**. En este caso debe entrar energía libre al sistema desde afuera, algo así como si tuviéramos que hacer rodar una piedra cuesta arriba, maniobra en la cual se gastaría energía. En los sistemas biológicos, las reacciones endergónicas sólo son posibles cuando están acopladas a reacciones exergónicas que aportan la energía necesaria. Varias reacciones exergónicas que ocurren dentro de los sistemas vivos producen la energía libre que se almacena en los enlaces de alta energía de

moléculas como el adenosintrifosfato (ATP o trifosfato de adenosina). Este ATP se degrada para brindar la energía necesaria a las diversas reacciones endergónicas en las que se basan las actividades de síntesis de los organismos.

2.5 EL CASO ESPECIAL DEL AGUA

El agua es la molécula inorgánica más importante para todas las formas de vida. Favorece la complejidad debido a su tendencia a disolver una amplia variedad de moléculas inorgánicas y orgánicas. Gracias a sus cualidades polares, favorece la disociación de muchas moléculas formadoras de iones, los cuales participan en la regulación de propiedades biológicas como la contracción muscular, la permeabilidad y la transmisión de impulsos nerviosos.

El agua es indispensable para la prevención de cambios bruscos de temperatura que podrían destruir la estructura de muchas macromoléculas dentro de la célula. El agua tiene uno de los **calores específicos** más altos entre las sustancias naturales; es decir, puede absorber grandes cantidades de calor sufriendo cambios relativamente pequeños en su temperatura. Por otra parte, cuenta con un elevado **calor latente de fusión**, lo cual significa que al pasar del estado líquido al sólido (hielo) emite cantidades relativamente grandes de calor. Por el contrario, el hielo absorbe grandes cantidades de calor al fundirse. Esta cualidad se traduce en resistencia a los cambios de temperatura en torno al punto de congelación. El elevado **calor latente de evaporación** del agua (calor absorbido durante la evaporación) nos sirve para que la superficie del cuerpo se deshaga de grandes cantidades de calor durante la transformación del agua líquida (sudor) en vapor.

EJEMPLO 6 Cada gramo (g) de agua absorbe 540 calorías (cal) al evaporarse. Calcule la cantidad de calor que se pierde a través de 5 cm^2 de superficie corporal por cada 10 g de agua que se evaporan en ella.

Puesto que 1 g de agua absorbe 540 cal al evaporarse, 10 g de agua absorben 5400 cal en el área de 5 cm^2 , lo que equivale a 1080 cal/cm^2 . Este mecanismo de eliminación de calor deja de funcionar cuando el aire se satura de agua, lo cual imposibilita la evaporación; esto explica la incomodidad que se siente en los días calurosos y húmedos.

Las características antes mencionadas, junto con la elevada tensión superficial y la rara propiedad del agua de expandirse cuando se congela, se deben en buena medida a la tendencia de sus moléculas a mantenerse unidas gracias a la constante formación de puentes de hidrógeno entre ellas.

Por último, el agua es transparente; gracias a ello no interfiere procesos como la fotosíntesis (a poca profundidad) y la visión, dos fenómenos para los que es necesario el paso libre de la luz.

2.6 MANTENIMIENTO DE UN pH ESTABLE EN LOS SISTEMAS VIVOS

La acidez y la alcalinidad se miden con una escala basada en la ligera ionización del agua. La acidez depende de la concentración de H^+ mientras que la alcalinidad es función de la concentración de OH^- ; por tanto, la ionización del agua $H_2O \rightarrow H^+ + OH^-$ produce, al menos en teoría, un sistema neutro. En el agua pura la disociación es tan escasa que, en el punto de equilibrio, 1 mol (18 g) de agua produce 10^{-7} moles de H^+ y 10^{-7} moles de OH^- . Dado que la ionización es tan pequeña, puede decirse que la masa no ionizada del agua tiene una concentración 1 M. Entonces

$$\frac{[H^+][OH^-]}{[H_2O]} = \frac{[10^{-7}][10^{-7}]}{1} = k = 10^{-14}$$

En términos prácticos, el significado de esta relación es que la concentración molar de H^+ multiplicada por la concentración molar de OH^- siempre será 1/100 000 000 000 000 ó 10^{-14} M, la constante de equilibrio. Así pues, conforme aumenta la concentración de H^+ , la de OH^- debe disminuir. Con el fin de evitar esas engorrosas fracciones o H uso de exponentes negativos, se creó un sistema que nos permite expresar la acidez en forma de enteros positivos. La expresión pH significa "potencia de H" y se define como el logaritmo negativo (es decir, 1/log) de la concentración del ion hidrógeno. Como el pH es una potencia o función exponencial, cada unidad de pH representa un cambio equivalente a

multiplicar por 10 la concentración de H^+ . Cuanto menos sea el pH, mayor será la concentración del ion de hidrógeno (p. ej., un pH de 3 representa 10^3 moles de iones H^+ , pero un pH de 2 indica la presencia de 10^2 moles del ion). Las soluciones neutras tienen un pH de 7, mientras que la máxima acidez en soluciones acuosas está representada por un pH de 0. Un pH por arriba de 7 indica que la solución es alcalina; la máxima alcalinidad está representada por un pH de 14.

En general, el pH que prevalece en el interior de casi todos los organismos y sus partes es cercano al neutro. Si la sangre del ser humano (pH 7.35) tuviera un cambio de pH de apenas 0.1, las consecuencias serían graves. (Aunque el pH de los jugos digestivos del estómago se encuentra en los extremos ácidos de la escala, la cavidad de este órgano no está propiamente en el interior del cuerpo; más bien se trata de un ambiente "externo interior": en esencia, durante el desarrollo embrionario el cuerpo se pliega en torno a un espacio exterior y de ese modo se forma un tubo interno.) El exceso de iones H^+ y OH^- producidos durante las reacciones metabólicas es neutralizado o absorbido por sistemas químicos llamados **amortiguadores, tampones o buffers**. Estos sistemas amortiguadores se forman generalmente con un ácido débil y su sal. El exceso de iones H^+ es absorbido por el anión de la sal y así se forma un poco más del ácido débil, el cual se disocia relativamente poco. El exceso de OH^- se combina con el ácido débil y hace que éste libere en la solución su H^+ . De ese modo se impiden un descenso brusco en la concentración del ion de hidrógeno y el consiguiente aumento del pH. Entre los sistemas amortiguadores que mantienen un pH relativamente constante cabe citar el sistema ácido carbónico/ion bicarbonato de la sangre y el sistema ácido acético/ion acetato, de algunas células. Los sistemas amortiguadores bastan para compensar las variaciones leves de pH, pero pueden ser avasallados por bs incrementos considerables de ácidos o bases.

Problemas resueltos

2.1 ¿Qué es un átomo?

El átomo es la unidad básica de todas las sustancias simples (elementos). Lo constituyen un núcleo con carga positiva rodeado por electrones negativamente cargados que giran a gran velocidad en torno a él. El número de electrones en órbita alrededor del núcleo de un átomo en estado no ionizado equivale al número de protones positivamente cargados presentes en el núcleo.

2.2 ¿Cuál es la diferencia entre el número y el peso atómicos de los átomos de un elemento?

El número atómico equivale al número de protones en el núcleo o al de electrones en las órbitas. El **peso atómico** es igual al número de protones más el número de neutrones presentes en el núcleo. El neutrón es una partícula nuclear con masa aproximadamente igual a la del protón, pero sin carga eléctrica. Las diversas partículas presentes dentro del núcleo

se conocen como **nucleones**, al biólogo sólo le interesan los neutrones y los protones. Los físicos opinan que muchos de los nucleones, que hace tiempo se consideraban partículas Indivisibles, en realidad constan de unidades más pequeñas denominadas **quarks**.

2.3 ¿Todos los átomos de un elemento son idénticos por su estructura?

Aunque todos los átomos de un elemento tienen el mismo número atómico, pueden presentar diferencias en peso atómico. Tal diferencia se debe a una variación en el número de neutrones presentes en el núcleo. Esas variantes se denominan **isótopos**. Los pesos atómicos normales que se presentan en las tablas periódicas se obtuvieron promediando los isótopos específicos conforme a su frecuencia relativa. Muchos de tales isótopos son inestables debido a los cambios que los neutrones adicionales producen en la estructura nuclear. Esto conduce a la emisión de partículas y rayos radiactivos. Esos isótopos radiactivos son importantes en la investigación, ya que permiten marcar átomos individuales.

Dado que las propiedades **químicas** del átomo se basan en la configuración de sus electrones orbitantes, los diversos isótopos del elemento se comportan del mismo modo en términos de sus características químicas.

2.4 ¿De qué modo están dispuestos los electrones en torno al núcleo?

En las teorías antiguas se suponía que los electrones giraban alrededor del núcleo siguiendo rutas definidas, tal como los planetas del sistema solar. En la actualidad se supone que las posiciones electrónicas pueden variar, pero que es más probable localizarlos en cierta posición, llamada orbital, en torno al núcleo. En algunas teorías los orbitales se representan como si fueran nubes (sombras) cuya máxima densidad corresponde a la probabilidad más alta de encontrar ahí un electrón. De este modo, la posición de un electrón en el enorme espacio que rodea al núcleo del átomo puede reducirse a una ecuación matemática de probabilidad.

2.5 ¿Cuál supone el lector que sea la causa de que los electrones se mantengan en su órbita alrededor del núcleo?

La estabilidad de los electrones que se desplazan en sus orbitales específicos se debe al equilibrio de la fuerza de atracción entre el núcleo positivamente cargado y el electrón negativo y la fuerza centrífuga (tendencia a alejarse del centro) de los electrones orbitantes.

2.6 ¿Cuál es la diferencia entre orbital y capa?

La capa electrónica es un nivel de energía alrededor del núcleo y puede contener uno o más orbitales. La primera capa, denominada K, contiene un solo orbital esférico que da cabida a dos electrones. La segunda capa, un poco más alejada del núcleo, contiene cuatro orbitales. Puesto que cada uno de esos orbitales puede alojar dos electrones, esta segunda capa, de mayor energía, contiene hasta ocho electrones. El nombre de esta segunda capa es L; una tercera capa, llamada M, puede contener de cuatro a nueve orbitales. En total existen siete capas (de la K a la Q) que pueden estar presentes alrededor del núcleo de átomos cada vez más complejos. La primera tiene un orbital esférico. La segunda posee uno esférico y tres con forma de dos gotas de agua unidas por sus vértices, cuyos ejes son perpendiculares entre sí.

La elegancia de la estructura atómica se basa en la incorporación de electrones, uno a uno, a las capas concéntricas que rodean al núcleo. El átomo más simple, el del hidrógeno, contiene un electrón que gira alrededor del núcleo. El helio tiene dos electrones en su capa K. El litio, cuyo número atómico es 3, tiene completa la capa K interna y un solo electrón en la capa L. Los átomos subsiguientes van aumentando de complejidad por incorporación sucesiva de electrones hasta que las capas quedan completas. Por lo general (mas no invariablemente), las capas más próximas al núcleo quedan completas antes de que empiecen a haber electrones en las capas externas, ya que la estabilidad atómica depende de que cada disposición de los electrones en el espacio se mantenga en el menor nivel de energía.

2.7 ¿Cuál es el fundamento de las interacciones de los átomos?

Al parecer, todas las reacciones químicas que ocurren en la naturaleza se deben a que los átomos necesitan completar sus capas electrónicas externas. Los átomos que ya completaron con electrones su capa externa no tienen reactividad química; éstos constituyen una serie de elementos relativamente inertes denominados gases nobles. Son ejemplos el helio, con número atómico 2 y una capa K completa, y el neón, con número atómico 10 y una capa L completa.

Casi todos los demás átomos interactúan (reaccionan) unos con otros para producir configuraciones que les permiten completar sus capas externas. Tales combinaciones de átomos se denominan moléculas. Algunas de ellas son muy complejas y están formadas por cientos e incluso miles de átomos, mientras que otras apenas poseen dos o tres de éstos. Al igual que los átomos individuales son las unidades de un elemento, las combinaciones (moléculas) de diferentes tipos de átomos integran un compuesto.

- 2.8** Mencione cuatro tipos de interacción entre átomos o moléculas.

Enlaces iónicos, enlaces covalentes, puentes de hidrógeno y fuerzas de van der Waals.

- 2.9** El calcio (Ca) tiene número atómico 20. Puesto que tiende a formar enlaces iónicos con facilidad, ¿qué carga tendrá el calcio en su forma iónica? ¿Qué compuesto forma al combinarse con cloro (Cl)?

El calcio posee dos electrones en su capa externa ($20 - 2 - 8 - 8 = 2$). Al perder esos dos electrones logra una configuración estable con ocho electrones en su capa externa. Por tanto, en su forma ionizada tiene carga +2 y se denomina Ca^{2+} . Puesto que el cloro necesita un electrón para completar su capa externa, dos átomos de este elemento pueden aceptar los dos electrones del calcio y formar el compuesto iónico CaCl_2 o cloruro de calcio.

- 2.10** El nitrógeno tiene número atómico 7 y forma enlaces covalentes consigo mismo, produciendo N_2 . Explique la unión covalente del N_2 , en términos de electrones.

Con un total de siete electrones, el nitrógeno tiene cinco de ellos en su segunda capa y, por tanto, necesita otros tres para alcanzar una capa estable de ocho. Mediante la formación de un triple enlace, en el cual cada nitrógeno comparte de modo covalente tres de sus electrones con el otro nitrógeno, ambos átomos logran la estabilidad de sus capas externas.

- 2.11** ¿Qué relación hay entre las reacciones químicas que sufren los elementos y la posición que éstos ocupan en la tabla periódica?

La tabla periódica, diseñada por Dimitri Mendeleev en 1869, representa un ordenamiento de los elementos conforme a sus pesos cada vez mayores. En la actualidad existen alrededor de 106 elementos, pero en el siglo XIX apenas se conocían 89 de ellos. Se descubrió que las propiedades químicas de los elementos anotados en la lista exhiben una periodicidad o regularidad repetitiva. Si los elementos se disponen conforme a su número atómico creciente surge un patrón, en el cual las hileras de átomos progresan de un electrón en la capa externa a una capa externa completa. La primera hilera empieza con el hidrógeno; el helio es el segundo y último elemento, ya que éste se encuentra completo con dos electrones en su capa K. Sin embargo, el litio, el elemento que posee el número atómico 3, vuelve a tener un solo electrón en su capa externa. Al litio siguen otros seis elemen-

tos con números de electrones crecientes en sus capas externas. El último de ellos es el neón, cuyo número atómico es 10 y tiene una capa externa completa de ocho electrones. Luego, la tercera hilera comienza con el sodio, cuyo número atómico es 11, y termina con el gas noble argón, con número atómico 18.

Cada hilera horizontal de números atómicos crecientes se denomina **periodo**. Las columnas, cuyos elementos son similares por el número de electrones que contienen en sus capas externas, constituyen un **grupo**. Los gases nobles, dado que son los últimos elementos de una serie de periodos, forman un grupo; todos los elementos con un electrón en la capa externa forman otro grupo. En vista de que las propiedades químicas de los elementos se relacionan directamente con la configuración de sus electrones externos, en general todos los elementos que forman un grupo tienen las mismas propiedades químicas. Este es el fundamento de la periodicidad observada en las propiedades de todos los elementos químicos.

- 2.12** ¿Cómo se describen las reacciones químicas?

Todas las reacciones químicas consisten en un reordenamiento de enlaces. Suelen representarse mediante una ecuación química, en la cual los reactivos (moléculas que sufren cambio) se escriben a la izquierda y los productos por formar se anotan a la derecha. Una flecha señala el sentido de la reacción, que va de los reactivos a los productos. Una reacción ordinaria puede representarse como sigue: $A + B \rightarrow C + D$. Cada una de las moléculas (o átomos) que participan en la reacción se escribe como una fórmula, es decir, una expresión abreviada de los tipos y números de átomos de que se trate. De este modo, si A fuera agua tendría que escribirse como H_2O , pues H es el símbolo del hidrógeno y O el del oxígeno; la fórmula indica que dos átomos de hidrógeno se unen de manera covalente al oxígeno en cada molécula de agua.

- 2.13** ¿Por qué los dos lados de una ecuación química deben estar balanceados? Efectúe el balance de la ecuación que representa la formación de agua a partir de hidrógeno (H_2) y oxígeno (O_2) elementales.*

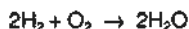
Puesto que la ley de la conservación de la materia nos dice que la materia ni se crea ni se destruye, todas las ecuaciones deben quedar balanceadas; es decir, no se pueden destruir ni el número ni los tipos de átomos que aparecen en un lado de la ecuación y, por consiguiente, los mismos número y tipo deben aparecer en el otro lado. Para representar la forma-

* Elementos como el hidrógeno y el oxígeno tienden a existir en la naturaleza en forma de moléculas integradas por dos o más átomos, no como átomos individuales.

ción de agua por simple combinación de hidrógeno y oxígeno podría elegirse la ecuación



Sin embargo, esta ecuación no está balanceada, pues hay distintos números de átomos en uno y otro lado de la ecuación. El balance se logra manipulando los coeficientes, los cuales indican cuántas moléculas de cada tipo participan en la ecuación:



Ahora la ecuación está balanceada.

2.14 ¿Todas las reacciones químicas prosiguen hasta que se agotan los reactivos?

La realidad es que casi ninguna reacción química se comporta de esa manera. Por lo general se llega a un estado de balance o equilibrio en el cual las concentraciones de los reactivos y de los productos alcanzan una proporción fija. Dicha proporción o razón de denomina **constante de equilibrio** y es diferente para cada reacción química.

Una ecuación puede concebirse como el equilibrio entre dos reacciones (una reacción progresiva en la que los reactivos se convierten en los productos y otra reacción regresiva en la que los productos interactúan para formar los reactivos). Casi todas las reacciones son reversibles, de modo que sería más adecuado escribir una ecuación química con flechas señalando ambas direcciones:



En el momento de mezclar los reactivos predomina la reacción progresiva. Luego, conforme se forman los productos, éstos interactúan cada vez más para formar los reactivos y la reacción regresiva aumenta.

Cabe destacar que en el punto de equilibrio ambas reacciones siguen realizándose, pero no hay cambio *neto*; es decir, la reacción progresiva es contrarrestada exactamente por la regresiva. Esta situación de equilibrio sólo ocurre en determinadas condiciones de temperatura, presión, etc. Cuando fluctúan estas variables ambientales, el punto de equilibrio sufre un corrimiento. Asimismo, la formación de una sustancia que abandona el escenario de la reacción también desplaza el punto de equilibrio. Si el producto que se forma es un gas o un precipitado, la reacción avanza en sentido progresivo, ya que los productos no tienen gran oportunidad de interactuar para producir la reacción inversa. Aunque algunos químicos opinan que todas las reacciones son teóricamente reversibles, muchas de ellas tienen reacciones progresivas o regresivas tan difíciles que en la práctica se consideran irreversibles.

2.15 ¿Cómo interactúan realmente las moléculas o los átomos para llevar a cabo los cambios químicos?

El fundamento de las "interacciones sociales" de todas las sustancias químicas es la tendencia de los átomos a formar enlaces que les permitan completar sus capas electrónicas externas. Al igual que las amistades y los matrimonios sufren cambios y reordenamientos, dichos enlaces pueden romperse y formar nuevos enlaces. Pero la mayoría de las sustancias químicas no sufren cambios a menos que las moléculas participantes estén muy próximas entre sí. Los bloques sólidos de sustancias no interactúan en forma apreciable, excepto en sus superficies. Los gases y las sustancias que se disuelven en un líquido para formar soluciones tienen mayores probabilidades de interactuar entre sí. Según la **hipótesis molecular cinética** de los gases, las moléculas de un gas están en constante y veloz movimiento, así que chocan continuamente unas con otras. Es precisamente en esas colisiones en lo que se basa el cambio químico. De modo análogo, las partículas disueltas (solute) en el líquido (disolvente) de una solución están dispersas y en veloz movimiento aleatorio, lo que les da posibilidad de tener cambios químicos.

Cualquier elevación de la temperatura acelera el movimiento y el número de choques de las partículas, lo que incrementa el número de interacciones. Y lo mismo puede decirse del grado de dispersión de las moléculas en el medio (las moléculas disueltas por completo interactúan con más frecuencia que las parcialmente precipitadas). Asimismo, cualquier aumento en la concentración de las moléculas reactivas tiende a acelerar la velocidad de la reacción porque incrementa la probabilidad de que haya colisiones.

2.16 ¿Cómo se mide la concentración de una solución?

La concentración de cualquier sustancia es la cantidad de ella que está presente en un volumen específico de cierto medio. Se acostumbra expresar las concentraciones de los constituyentes de la sangre en forma de un porcentaje en el cual se indican los miligramos (mg) de cada sustancia específica por cada 100 mililitros (mL) de sangre. Es decir, una concentración de azúcar del 95% significa que hay 95 mg de azúcar (por lo común glucosa) en cada 100 mL de sangre entera.

El porcentaje en peso no es la mejor manera de expresar las concentraciones, pues el porcentaje de una solución que contiene moléculas densas significa menos moléculas que el mismo porcentaje de una solución que contiene moléculas más ligeras. Esto puede verse con un ejemplo: 1000 kg de personas obesas encerradas en una habitación significa menos individuos que 1000 kg de personas esbeltas. Como la velocidad de las reacciones químicas depende del número de moléculas presentes, es preferible usar un criterio de concentración en el cual sólo se tome en cuenta el número de moléculas.

Un **mol** se define como el peso molecular de una sustancia expresado en gramos. Así, un mol de

agua equivale a 18 g de ese líquido, mientras que uno de amoníaco (NH_3) contiene 17 g del gas. Puesto que un mol de cualquier molécula (o átomo) contiene el mismo número de moléculas (o de átomos), la concentración molar es más útil para comparar reactivos y productos en las ecuaciones químicas. La concentración molar (M) se expresa como el número de moles de soluto disueltos en un litro de solución total. Esto significa que las concentraciones equivalentes de sustancias distintas tienen el mismo número de moléculas. El número de moléculas presente en una solución 1 M de cualquier sustancia es 6.02×10^{23} , cifra conocida como **número de Avogadro**. Este es también el número de moléculas presentes en 22.4 L de cualquier gas a temperatura y presión estándar.

Algunas moléculas están integradas por átomos o grupos iónicos con la capacidad de unirse a más de un átomo sencillo como el hidrógeno. Por ejemplo, el oxígeno puede formar dos enlaces covalentes con otros tantos átomos de hidrógeno. De modo parecido, el ion sulfato (SO_4^{2-}) puede unirse iónicamente a dos iones de sodio. Esta capacidad de combinación de los átomos o los iones se llama valencia. Desde luego, un átomo con valencia 3 tiene la misma eficacia de combinación química que tres átomos con valencia 1. A fin de compensar las diferencias en el poder de combinación, hay ocasiones en las que las concentraciones se expresan en términos de normalidad (N). Esta unidad es el número de pesos equivalentes en gramos por litro de solución. Un **peso equivalente en gramos** es el peso molar dividido entre la valencia. Si los volúmenes son iguales, las normalidades de distintas soluciones siempre son equivalentes.

2.17 Difusión es la tendencia de las moléculas a dispersarse en el medio o el recipiente en el que se encuentran. ¿En qué se diferencian la difusión y la osmosis? ¿En qué se parecen?

La difusión implica el movimiento de las partículas del **soluto** en ausencia de una membrana semipermeable. La osmosis es un caso especial de difusión, pues consiste en el movimiento de partículas del **disolvente** a través de una membrana semipermeable. Estos fenómenos se parecen en que el movimiento de la sustancia se debe a las colisiones y los rebotes que ocurren entre moléculas del mismo tipo y en que ocurre hacia áreas en las que dichas colisiones son menos probables, es decir, hacia regiones con menos moléculas del mismo tipo (de mayor a menor concentración).

2.18 ¿Por qué una hoja de lechuga se pone más firme y fresca al sumergirla en agua?

En el momento de poner células vivas en cierto medio es factible que éstas se encuentren en equilibrio osmótico con su nuevo entorno y entonces no habrá flujo neto de agua ni hacia el interior ni hacia el

exterior de ellas. Se dice que ese medio es **isotónico** o **isosmótico**. Si la concentración de solutos del medio es mayor que la concentración celular, el entorno es **hipertónico** y ocurre flujo de agua del interior de la célula hacia el medio más concentrado, ya que éste tiene mayor presión osmótica. Si las células se colocan en un medio más diluido que el interior celular, éstas absorben agua de su entorno **hipotónico** y se hinchan. Las personas expertas en preparar ensaladas le dan firmeza y frescura a la lechuga sumergiendo las hojas en agua pura, logrando así que las células absorban el líquido y se hinchen, haciendo presión contra la pared celular que las confina, lo cual se traduce en una mayor firmeza general. Otro fenómeno osmótico es la tendencia de las sales de magnesio a promover el paso de agua hacia el interior del intestino, lo cual les permite actuar como laxantes.

2.19 Describa las leyes que rigen los intercambios de energía.

Las leyes relacionadas con las transformaciones de la energía son las tres leyes de la termodinámica. La primera (de la conservación de la energía) afirma que la energía ni se crea ni se destruye, de modo que la energía que ingresa en cualquier transformación debe equivaler a la energía que sale.

La segunda ley establece que, al transformarse, la energía tiende a degradarse hacia estados dispersos en los cuales disminuye su capacidad para realizar trabajo útil. La **entropía** es una medida de la propiedad de desorden y aleatoriedad de la energía, de modo que la segunda ley puede parafrasearse en términos de la tendencia natural de la entropía a incrementarse durante las transformaciones. De este modo, aunque la energía total invertida siempre equivale a la energía total recuperada, la capacidad de esta energía para efectuar trabajo útil disminuye continuamente. En los sistemas vivos, que deben mantener un alto grado de orden complejo, el enemigo que debe ser resistido constantemente es la entropía, es decir, la tendencia al desorden.

La tercera ley asegura que un cristal perfecto, a una temperatura de cero absoluto, posee cero entropía; es decir, se encuentra en su estado de máximo orden. Para el biólogo, esta ley no es tan útil como las dos primeras, aunque resalta la preponderancia del desorden en casi todos los estados naturales, en los cuales no existen, desde luego, ni estados cristalinos ideales, ni la inalcanzable temperatura de cero absoluto, en la cual no hay movimiento molecular alguno.

2.20 ¿Por qué la aparente discrepancia entre la entrada y la salida de energía en las reacciones nucleares contradice la primera ley de la termodinámica?

La liberación de enormes cantidades de energía durante transformaciones nucleares como la fisión o la fusión (como ocurre en las bombas atómicas y de

hidrógeno) se explica con la desaparición de masa durante esas reacciones y la conversión de dicha masa en energía conforme a la ecuación de Einstein, $E=mc^2$. En la actualidad, la materia (masa) se considera un caso especial de la energía, de modo que la masa que desaparece durante las reacciones nucleares se multiplica por c^2 , que es la velocidad de la luz elevada al cuadrado, para obtener las asombrosas emisiones de energía asociadas con las bombas nucleares.

2.21 ¿Qué significa reacción exergónica?

Una **reacción exergónica** es aquella en la que durante su transcurso se libera energía. La energía potencial del estado inicial es mayor que la del estado final, de modo que la reacción tiende a ocurrir en forma espontánea, como una roca que al estar situada en la cima de una colina tiende a rodar cuesta abajo. Si bien es cierto que las reacciones exergónicas tienden a ocurrir por sí mismas, por lo general necesitan un proceso de activación que las inicie, igual que una roca debe ser empujada para que comience su descenso. La participación de las enzimas en el inicio de las reacciones y en la alteración de las velocidades de éstas se estudia en el capítulo 3.

El análisis matemático puede servir para comprender plenamente el concepto de reacción exergónica. La energía total de un sistema se representa con H (de *heat*, "calor"). En toda reacción hay un cambio en la energía total respecto al sistema inicial. Puesto que la letra griega delta (Δ) se usa para simbolizar un cambio, el símbolo ΔH representa este cambio en la energía total (también conocido como cambio de **entalpía**). El cambio en energía total está integrado por dos componentes. Uno es el cambio en energía libre del sistema, representado por ΔG . La energía libre es el componente que puede efectuar trabajo útil o que se almacena para realizar ese trabajo más adelante.

El segundo componente de la energía total es el cambio en entropía ΔS . Si hay un incremento en entropía también aumenta la cantidad total de energía disponible, ya que el sistema está cambiando "cuesta abajo". Dado que el cambio de energía se relaciona con la temperatura, el factor entrópico se designa como $T\Delta S$. Ahora tenemos una ecuación para el cambio de calor (o energía) total en cualquier transformación:

$$(1) \Delta H = \Delta G + T\Delta S$$

Si ΔH es negativo, se desprende calor hacia el entorno y la reacción es exotérmica. Pero no todas las reacciones exotérmicas son exergónicas (capaces de realizar trabajo). Para que una reacción pueda considerarse exergónica debe producir energía libre (ΔG debe ser negativo). A partir de la ecuación 1 resulta claro que ΔH puede ser negativo (exotérmico), incluso cuando ΔG es positivo (endergónico), si el cambio de entropía (ΔS) es negativo y

suficientemente grande. Quizá una mejor manera de expresar la ecuación 1 sea en la forma

$$(2) \Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

Aquí puede verse claramente que ΔG puede ser negativo (hay liberación de energía libre), incluso cuando ΔH sea negativo (se absorbe calor), siempre y cuando el incremento de entropía sea lo bastante grande. Si se frota éter en la piel, éste se evapora y la evaporación va acompañada por absorción de calor del entorno (ΔH es positivo). Esta reacción exergónica es un fenómeno descendente o espontáneo a pesar de que hubo absorción de calor (energía). El incremento en entropía asociado con la formación de un gas es tan grande que el valor de ΔG es negativo.

2.22 ¿Qué significa reacción endergónica y en qué se diferencia de una reacción endotérmica?

Las reacciones **endergónicas** son, en esencia, reacciones ascendentes y se caracterizan por tener valores ΔG positivos. En las reacciones endergónicas se absorbe energía libre durante el proceso; en las reacciones químicas esta energía libre se almacena en enlaces de alta energía de los productos. Puesto que esa energía no puede ser creada, debe provenir de una reacción exergónica acompañante en la cual se libere la energía libre necesaria para efectuar el proceso endergónico. Los diversos procesos endergónicos o sintéticos que ocurren dentro de los organismos siempre están asociados con algún proceso exergónico en el cual se degradan moléculas ricas en energía. En un automóvil, el movimiento mecánico se logra mediante la transformación degradada de combustible rico en energía en subproductos sin energía, como el agua y el dióxido de carbono.

Aunque la mayoría de los procesos endergónicos también son endotérmicos ya que el sistema absorbe calor, éste no ocurre siempre. Una vez más, debe tomarse en consideración el cambio en entropía. En biología, lo que más nos interesa es saber si una reacción es exergónica y ocurrirá espontáneamente o si es endergónica, de modo que necesitará energía. Por lo común, la transferencia de energía tiene importancia secundarla.

2.23 ¿Qué característica de la molécula de agua le da a este líquido tantas cualidades esenciales para la vida?

Las propiedades del agua que favorecen las funciones vitales se deben en buena medida a la disposición de los enlaces del hidrógeno y el oxígeno dentro de la molécula y a la consecuente distribución de los electrones. Aunque los hidrógenos y el oxígeno del agua forman enlaces covalentes, los pares de electrones compartidos están más cerca de la esfera de influencia del oxígeno y, por tanto, se forma un dipolo. Los hidrógenos de cada molécula de H_2O son los extremos positivos del dipolo, mientras que el oxígeno forma un doble polo negativo. Los dos hidrógenos

de una molécula de H_2O son atraídos por los oxígenos de dos moléculas de agua, mientras que la doble carga negativa del oxígeno atrae los hidrógenos de otras dos moléculas de agua. Estos puentes de hidrógeno que se forman con otras cuatro moléculas de agua generan las propiedades especiales de esta sustancia, las cuales tienden a estabilizar los sistemas acuosos. Los puentes de hidrógeno están en constante rompimiento y formación, fenómeno que permite al agua fluir al mismo tiempo que le da la fuerte cohesión que la mantiene en estado líquido dentro de una amplia gama de temperaturas y presiones.

2.24 ¿De qué maneras específicas promueve la naturaleza dipolar del agua el mantenimiento de la vida?

La materia viva es muy compleja. Para que un medio pueda sostener tal complejidad, debe tener la capacidad de aceptar una gran variedad de sustancias. Como el agua es el disolvente universal, pues disuelve una gama de solutos más amplia que la de cualquier otro líquido conocido, es el medio ideal para sostener esa complejidad. Asimismo, es una de las sustancias más estables que existen. Esto garantiza la perdurabilidad de las sustancias que tienen base acuosa. La tendencia del agua a mantenerse en estado líquido también garantiza que la deshidratación o la congelación no ocurran fácilmente. Esta peculiaridad es amplificada por la influencia de los solutos disueltos, que elevan el punto de ebullición (de por sí alto) y abaten el punto de congelación del agua. Por otra parte, el agua se adhiere a los costados de los recipientes que la contienen. De hecho, en tubos muy delgados (capilares) el agua asciende a una altura considerable gradada a que sus adhesivas moléculas arrastran consigo a otras moléculas debido a la presencia de puentes de hidrógeno. Esta propiedad actúa de modo importante cuando el agua penetra a través de los diminutos espacios del suelo hasta llegar a los pelos absorbentes de las plantas. La enorme cohesión que hay entre las moléculas de agua adyacentes también es causa de la considerable tensión superficial de este líquido, la cual permite que algunos insectos caminen sobre las compactas moléculas de la superficie. La tensión superficial se reduce por el efecto de diversas sustancias llamadas **surfactantes**. Esta reducción de la tensión superficial facilita ciertos movimientos necesarios dentro de los organismos. Quizá lo más peculiar del comportamiento del agua sea su tendencia a expandirse con el congelamiento. Como todas las sustancias, este líquido se contrae al descender su temperatura. Por esta razón, su densidad (peso por unidad de volumen) aumenta al abatirse la temperatura. Sin embargo, a $4^\circ C$ el agua comienza a expandirse aunque la temperatura siga descendiendo. Luego, durante el congelamiento ocurre una expansión extra, de modo que el hielo es menos denso que el agua líquida a la misma temperatura. Esta expansión anómala en las

temperaturas bajas tiene varias consecuencias prácticas. Cuando se forma hielo, éste flota en la superficie de lagos o arroyos, de modo que esos cuerpos de agua se congelan de arriba hacia abajo y se forma así una capa aislante de hielo en la superficie, lo cual permite que los organismos acuáticos sobrevivan y se mantengan activos aunque en la superficie las condiciones sean congelantes. Además, las aguas de la superficie y el fondo de lagos y lagunas se invierten (convección vertical) dos veces al año, fenómeno que lleva nutrientes a la superficie y oxígeno a las capas inferiores. Esto se debe directamente al incremento de densidad que sufre el agua al descender su temperatura, seguido por la expansión que ocurre por debajo de $4^\circ C$, de modo que el agua extremadamente fría se desplaza hacia la superficie al aproximarse a $0^\circ C$ y empezar a congelarse. Por último, el agua ofrece a los organismos estabilidad interna y externa ante las fluctuaciones de temperatura (véase el Prob. 2.25).

2.25 ¿De qué manera brinda el agua estabilidad térmica interna y externa a los organismos?

El agua tiene una importante función en el mantenimiento de la temperatura del interior de los organismos y del medio externo en el que éstos se encuentran. Puesto que los extremos de temperatura amenazan los componentes estructurales de las células y además pueden alterar la velocidad de las reacciones químicas, la participación del agua como amortiguador térmico en el interior y en el exterior de los organismos vivos es indispensable para la vida. El agua posee uno de los calores específicos más elevados, propiedad que se refiere a la cantidad de calor absorbido en comparación con el cambio de temperatura que acompaña a la absorción térmica. Cada gramo de agua absorbe una caloría para elevar su temperatura un grado, mientras que una sustancia como el aluminio aumenta en un grado su temperatura con apenas una fracción de caloría. En este aspecto, el agua es algo así como un resumiendo térmico: absorbe grandes cantidades de calor y exhibe un modesto incremento de temperatura. Gracias a este amortiguamiento, las zonas terrestres cercanas a grandes depósitos de agua suelen tener temperaturas más moderadas que las del interior de los continentes.

Por otra parte, el agua tiene un alto calor latente de fusión, fenómeno consistente en la expulsión de calor cuando el agua líquida pasa al estado sólido. Es decir, el congelamiento del agua produce tal calor que se impide un mayor descenso de la temperatura. Una mezcla de hielo y agua forma un sistema termoestable: el descenso de la temperatura provoca congelamiento y liberación de calor; la elevación de la temperatura provoca fusión del hielo y la absorción de unas 80 cal. En el medio ambiente, estas transformaciones evitan cambios bruscos de temperatura y permiten a los organismos adaptarse más fácilmente a las fluctuaciones térmicas cuando cambian las estaciones.

- 2.26** ¿Por qué el límite inferior de los valores de pH es 0 y el superior 14?

Esta escala de 0 a 14 se relaciona con los sistemas acuosos. Un pH de 0 significa que hay una concentración de $[10^0]$ o 1 M de H^+ , valor que es el máximo posible, incluso con los ácidos más fuertes disueltos en agua. Aunque en teoría es posible lograr mayores concentraciones de ácidos, éstos no se disocian más allá del punto en el que la concentración de H^+ es 1 M. Lo mismo cabe decir de las bases fuertes en el extremo superior de la escala de pH.

- 2.27** Si existen 6.02×10^{18} moléculas de OH^- en un litro de solución acuosa, ¿cuál es el pH de la solución?

Dado que el pH se basa en las concentraciones molares, primero es necesario determinar cuántos moles de iones OH^- existen por litro:

$$6.02 \times 10^{18} \text{ moléculas} \times \frac{1 \text{ mol}}{6.02 \times 10^{23} \text{ moléculas}} = 10^{-8} \text{ M}$$

Por tanto, la solución tiene una concentración de 10^{-8} M de iones OH^- . Sin embargo, el pH se basa en la concentración de iones H^+ . Esta concentración puede calcularse mediante la ecuación de la constante de equilibrio del agua.

$$[H^+][OH^-] = 10^{-14} \text{ M}$$

Por consiguiente, $[H^+][10^{-8}] = 10^{-14} \text{ M}$

$$[H^+] = 10^{-6} \text{ M}$$

y $pH = -\log [H^+] = -\log 10^{-6} = -(-6) = 6$

- 2.28** Cuando las células expulsan en el líquido extracelular el dióxido de carbono (CO_2) formado como desecho metabólico, buena parte de éste se combina con agua para formar ácido carbónico:



Dado lo estrecho de la gama de valores de pH en los que las células funcionan de manera adecuada, ¿por qué esta incorporación de ácido no daña al organismo?

El líquido extracelular de los animales superiores está amortiguado, entre otras cosas, por un sistema de ácido carbónico/ion bicarbonato. Las sales del ion bicarbonato (HCO_3^-); por ejemplo, los bicarbonatos de sodio, potasio, magnesio y calcio, amortiguan los líquidos contra el ingreso de iones H^+ a consecuencia de la disociación del ácido carbónico y, de esa manera, impiden un descenso apreciable del pH.

Problemas complementarios

- 2.29** Las propiedades químicas de un átomo están asociadas más estrechamente con su a) número atómico, b) peso atómico, c) número de neutrones en el núcleo, d) todas las opciones anteriores, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 2.30** Los átomos con el mismo número atómico pero diferentes pesos atómicos se denominan _____
- 2.31** La segunda capa de electrones contiene (como máximo) a) un total de dos electrones, b) un total de ocho electrones, c) dos orbitales, d) cuatro orbitales, e) las opciones b y d.
- 2.32** Los gases nobles se combinan fácilmente con otros elementos.
a) Verdadero, b) Falso.
- 2.33** Los enlaces polares se deben a que dos átomos comparten un par de electrones.
a) Verdadero, b) Falso.
- 2.34** Los puentes de hidrógeno son relativamente débiles pero desempeñan una importante función en la generación de la estructura tridimensional de las proteínas y los ácidos nucleicos.
a) Verdadero, b) Falso.
- 2.35** Los átomos que constituyen un solo grupo en la tabla periódica comparten las mismas propiedades químicas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 2.36** Un alto valor de la constante de equilibrio significa que para llegar al punto de equilibrio la reacción se desplazó bastante a la derecha, ya que los productos de la reacción (C, D) están más concentrados que los reactivos (A, B).

$$\frac{[C] \cdot [D]}{[A] \cdot [B]} = K = > 1$$

a) Verdadero. b) Falso.

- 2.37** Una concentración 3 M de una sustancia cualquiera equivale a un tercio de una concentración 1 M de la misma sustancia.
a) Verdadero, b) Falso.
- 2.38** Las propiedades coligativas de una solución se deben al número de partículas de soluto presentes en la solución.
a) Verdadero, b) Falso.
- 2.39** Se puede dar firmeza y frescura a la lechuga sumergiéndola en una solución hipertónica.
a) Verdadero, b) Falso.
- 2.40** Una solución 1 N de H₂SO₄ contiene aproximadamente 0.5 mol del ácido por cada litro de solución,
a) Verdadero, b) Falso.
- 2.41** ¿Qué propiedad útil del agua permite que ocurran en los océanos reacciones lumínicas como las de la fotosíntesis?
- 2.42** Si una amiba es isotónica respecto a una solución que es hipertónica para un cangrejo, ¿en cuál de estos organismos ocurrirá un Ingreso neto de agua al sumergir ambos en la solución? a) En la amiba, b) En el cangrejo, c) En ninguno de los dos.
- 2.43** ¿Por qué la incorporación de solutos al agua funciona como anticongelante?
- 2.44** Si se evaporan 3 g de H₂O en una superficie, el número de calorías absorbidas será de _____.
- 2.45** ¿Cuál es el pH de una solución 0.001 M de ácido?
- 2.46** ¿Los peces obtienen su oxígeno de las moléculas de agua presentes en su medio?

Respuestas

- | | | | | | |
|-------------|----------|-------------|----|-------------|--|
| 2.29 | a) | 2.35 | a) | 2.41 | La transparencia |
| 2.30 | Isótopos | 2.36 | a) | 2.42 | c) |
| 2.31 | e) | 2.37 | b) | 2.43 | El soluto incorporado abate el punto de congelación. |
| 2.32 | b) | 2.38 | a) | 2.44 | 1620 calorías |
| 2.33 | b) | 2.39 | b) | 2.45 | pH = $-\log 0.001 = -\log 10^{-3} = -(-3)=3$ |
| 2.34 | a) | 2.40 | a) | 2.46 | No, su oxígeno proviene del aire que se disuelve en el agua. |

La química de la vida: nivel orgánico

3.1 INTRODUCCIÓN

Los compuestos de carbono relativamente complejos se denominan **compuestos orgánicos**. Dado que los átomos de carbono se unen muy fácilmente entre sí, el esqueleto básico de casi todos los compuestos orgánicos son cadenas de carbono de diversas longitudes y formas, a las que por lo general se adhieren átomos de hidrógeno, oxígeno y nitrógeno. Cada átomo de carbono tiene valencia 4, lo cual aumenta significativamente la complejidad en los compuestos que pueden formarse. La capacidad del carbono para establecer enlaces dobles y hasta triples con otros átomos adyacentes acrecienta todavía más la posibilidad de variación en la estructura molecular de los compuestos orgánicos.

EJEMPLO 1 Entre los compuestos orgánicos presentes en la naturaleza cabe citar los hidrocarburos, asociaciones moleculares de carbono e hidrógeno insolubles en agua y muy abundantes. Los aldehídos son moléculas orgánicas que poseen un oxígeno unido mediante un enlace doble al átomo de carbono terminal; esta combinación carbono-oxígeno se denomina **grupo carbonilo**. En las cetonas, el

oxígeno unido por un enlace doble se encuentra en un átomo de carbono interno. Los **alcoholes orgánicos** contienen uno o más grupos hidroxilo (OH), mientras que los **ácidos orgánicos** presentan un **grupo carboxilo** (el átomo de carbono terminal tiene un grupo hidroxilo y un oxígeno unido por un enlace doble). Hace tiempo se pensaba que los compuestos orgánicos sólo podían formarse en los seres vivos, pero con la síntesis de la urea en 1828 (Wohler) se volvió evidente la posibilidad de producir compuestos orgánicos a partir de compuestos inorgánicos más simples.

Entre los compuestos orgánicos más estrechamente asociados con los procesos básicos de la vida están los carbohidratos, las proteínas, los lípidos y los ácidos nucleicos (polinucleótidos). Esta última clase de compuestos se estudia en el capítulo 7, "La naturaleza del gen", ya que son fundamentales para el procesamiento de información dentro de la célula.

3.2 CARBOHIDRATOS

Los carbohidratos son hidratos de carbono con la **fórmula empírica** general $C_x(H_2O)_y$. Entre los carbohidratos se cuentan los azúcares. La unidad básica de los

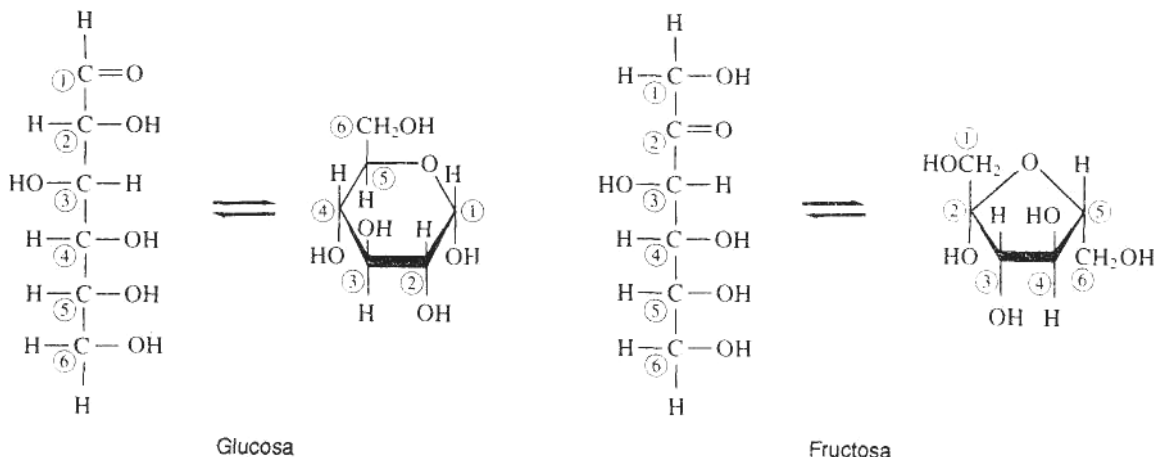


Fig. 3.1

azúcares es un **monosacárido** o azúcar simple. Éste puede tener de tres a siete o más átomos de carbono, pero los monosacáridos más comunes contienen seis átomos y se conocen como **hexosas**.

EJEMPLO 2 Una hexosa típica como la **glucosa** (también llamada **dextrosa**) consta de una cadena de carbono a la que están unidos varios grupos hidroxilo. (En la figura 3.1 se presentan las **fórmulas estructurales** de la glucosa y de otra hexosa, la fructosa.) Estos grupos —OH le dan a la molécula dulzura y solubilidad en agua. La glucosa posee un =O unido a su carbono terminal, lo que la convierte en un **aldoazúcar**. Si está presente un grupo C=O interno (como en la fructosa), el monosacárido es un **cetoazúcar**.

Los monosacáridos pueden unirse entre sí mediante un proceso denominado **síntesis por condensación** o **deshidratación**. En dicho proceso se unen dos monosacáridos para formar un **disacárido** y se libera una molécula de agua (tienen que desprenderse un —OH de uno de los monosacáridos y un —H del otro para que se forme el enlace C—O—C entre los dos monómeros o unidades básicas). El *azúcar* de mesa es un disacárido que se forma por condensación de glucosa y fructosa. Luego puede ocurrir otra condensación para la formación de trisacáridos, y así sucesivamente, para la síntesis de polisacáridos.

El glucógeno es el principal polisacárido presente en las especies de animales superiores. Los principales polisacáridos de las plantas son el almidón y la celulosa. Todos ellos tienen glucosa como monómero básico.

El **glucógeno** es una cadena muy ramificada de unidades de glucosa, que funciona como molécula de almacenamiento de calorías en los animales y se encuentra principalmente en el hígado y los músculos. La porción recta de la cadena se forma mediante enlaces 1 → 4 de las unidades de glucosa [es decir, el átomo C-1 (primer carbono) de una molécula de glucosa se liga al átomo C-4 de la otra glucosa], mientras que las porciones ramificadas se forman con enlaces 1 → 6. La enzima **sintasa del glucógeno** cataliza la formación de la porción recta del glucógeno, mientras que la **amiló-(1,4 → 1,6)-transglucosilasa** favorece la formación de las ramificaciones. La degradación del glucógeno depende de dos enzimas: una que rompe los enlaces 1 → 4, llamada fosforilasa del glucógeno, y otra que rompe los enlaces 1 → 6, la **α-(1 → 6)-glucosidasa**. El rompimiento de los enlaces se efectúa mediante una inversión del proceso de condensación, de modo que vuelve a entrar agua a la molécula. Por consiguiente, se reponen los grupos OH y =H y de esa manera se rompe el enlace. Este proceso se denomina hidrólisis.

La concentración de las enzimas que facilitan la síntesis de glucógeno a partir de glucosa aumentan en presencia de insulina, hormona secretada en el torrente

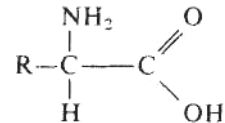
sanguíneo cuando las concentraciones de glucosa en la sangre empiezan a elevarse. Enzimas como la fosforilasa, que es activada por las hormonas adrenalina (epinefrina) y glucagón, degradan el glucógeno a sus moléculas constituyentes de glucosa.

En las plantas, la principal forma de almacenamiento de glucosa es el **almidón**. Esta sustancia existe en dos formas: α-amilosa, integrada por largas cadenas sin ramificaciones, y amilopectina, forma ramificada cuyas bifurcaciones se deben a enlaces 1 → 6. El principal componente estructural de las plantas es la **celulosa**, polisacárido insoluble en agua que forma largas cadenas de enlaces 1 → 4 no ramificadas. Dichas cadenas se unen entre sí para integrar las paredes celulares de las plantas. La estructura paralela y la ausencia de ramificaciones dan a estas cadenas tenacidad y resistencia a la hidrólisis. Debido a una variación en los enlaces 1 → 4 de la celulosa, las enzimas animales normalmente usadas para la digestión de polisacáridos son ineficaces ante aquella. Los rumiantes y otros animales que digieren la celulosa, pueden hacerlo gracias a las bacterias simbióticas que viven en sus aparatos digestivos, las cuales producen la enzima celulasa, capaz de degradar ese polisacárido.

Un polímero estructural parecido a la celulosa, pero normalmente presente en los hongos y en los exoesqueletos de los insectos y otros artrópodos, es la **quitina**. Esta sustancia consta de cadenas de glucosa en las que uno de los hidroxilos fue sustituido por un grupo amino.

3.3 PROTEÍNAS

Las proteínas son una clase de compuestos orgánicos formados casi exclusivamente por carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno. En realidad, las proteínas son polímeros integrados por muchas subunidades (monómeros) llamadas **aminoácidos**. Los aminoácidos que suelen encontrarse en las proteínas tienen la siguiente estructura:



El grupo COOH (carboxilo) es característico de todos los ácidos orgánicos y está fijo al mismo carbono que el grupo NH₂. Ese átomo se denomina **carbono alfa**; por tanto, el aminoácido recibe el nombre de **α-aminoácido**. La R simboliza cualquiera de una variedad de grupos sustituyentes, los cuales diferencian a los 20 aminoácidos presentes en la naturaleza. Ciertas propiedades de cada proteína, como su solubilidad en agua o su carga, se deben al tipo de grupos R presentes en los aminoácidos que la constituyen.

De modo semejante a como se unen los monosacáridos para formar polisacáridos de orden superior, los aminoácidos se ligan entre sí expulsando una molécula de agua. Se desprende un —OH del grupo carboxilo del primer aminoácido y un —H del grupo amino del siguiente. El enlace formado entre los átomos C y N de los grupos carboxilo y amino se llama **enlace peptídico**; el compuesto así integrado es un **dipéptido**. El dipéptido puede unirse a otro aminoácido para formar un segundo enlace peptídico, con lo cual se genera un **trípéptido**. Si se unen muchos aminoácidos mediante este proceso de condensación, el resultado es un **polipéptido**; tales cadenas pueden tener desde menos de 100 aminoácidos (residuos) hasta 1000 de ellos.

ESTRUCTURAS PRIMARIA, SECUNDARIA, TERCIARIA Y CUATERNARIA

El orden lineal de los aminoácidos dentro de la proteína se conoce como **estructura primaria** de ésta. Dicha estructura primaria es codificada por el mapa genético que se conserva y transmite de padres a hijos con el DNA de los cromosomas.

Las interacciones de los aminoácidos de la estructura primaria pueden ocasionar plegamientos, dobleces o hasta formación de láminas en la cadena proteínica. Estos cambios en la configuración de la cadena se deben en buena medida a la formación de puentes de hidrógeno y constituyen la **estructura secundaria** de la molécula proteínica. Entre las formas adoptadas como estructura secundaria está la *α -hélice*, una configuración similar a una escalera de caracol o a un resorte estirado. Otro tipo de estructura secundaria es la **lámina plegada**, en la cual las cadenas polipeptídicas, situadas lado a lado, están unidas mediante puentes de hidrógeno y forman una tenaz pero flexible molécula resistente al estiramiento.

En superposición a la estructura secundaria pueden ocurrir sorprendentes alteraciones en la conformación tridimensional de la molécula; por ejemplo, superplegamientos o un complejo retorcimiento que da origen a esferas o glóbulos sumamente intrincados. Esto constituye la **estructura terciaria** de la proteína. Ese plegamiento característico se observa particularmente en proteínas como la mioglobina y muchas de las enzimas (proteínas que actúan como moléculas catalizadores o portadoras). Además de los puentes de hidrógeno, la configuración terciaria definitiva de muchas de tales proteínas depende de la presencia de puentes de disulfuro (S—S) y de interacciones electrostáticas. La configuración tridimensional de cada proteína también se conoce como su **conformación**.

Por último, algunas proteínas están formadas en realidad por dos o más cadenas polipeptídicas independientes. La unión de varios polipéptidos para integrar una sola proteína funcional se denomina **estructura**

cuaternaria de ésta. Muchas de las enzimas que participan en el metabolismo constan hasta de cuatro a seis subunidades polipeptídicas. Los cambios en los tipos u ordenamientos de tales subunidades conducen a variantes de la enzima denominadas **isoenzimas**.

EJEMPLO 3 La diversidad de los aminoácidos y sus interacciones han generado muchos tipos de proteínas. Las **proteínas fibrosas** (pelo, seda, tendones) constan de cadenas largas, dotadas a menudo de secuencias repetitivas de ciertos aminoácidos, peculiaridad de la estructura primaria que se refleja en las configuraciones α -helicoidal y β -lamina plegada de la estructura secundaria. En general, tales proteínas tienen funciones estructurales. Las **proteínas globulares** carecen de la regularidad que se observa en las estructuras primaria y secundaria de las proteínas fibrosas, pero exhiben complejos patrones de plegamiento que producen una estructura terciaria globular. Aunque en algunos casos tienen funciones estructurales, como en los microtúbulos, por lo común son enzimas, hormonas u otras moléculas activas.

Las ofensas ambientales, por ejemplo, las debidas al calor o a los cambios apreciables en el pH, pueden ocasionar alteraciones en las estructuras secundaria, terciaria y cuaternaria de las proteínas. Esto se conoce como **desnaturalización**. Las proteínas desnaturalizadas suelen perder su actividad enzimática y acusan cambios significativos en sus propiedades físicas. Esto prueba la importancia que tiene la conformación para las propiedades de las proteínas.

Muchas proteínas se unen estrechamente a grupos orgánicos o inorgánicos no proteínicos para formar **proteínas conjugadas**. Entre dichos grupos aprotéicos (prostéticos) pueden citarse carbohidratos (glicoproteínas), lípidos (lipoproteínas) y compuestos tan especializados como la porción heme de la hemoglobina. Los grupos prostéticos pueden alterar significativamente las propiedades de las proteínas a las que se unen.

LAS PROTEÍNAS COMO ENZIMAS: SITIO ACTIVO Y CONFORMACIÓN

Las proteínas son importantes para los seres vivos como unidades estructurales básicas y como enzimas. Sus funciones estructurales se estudian en capítulos subsecuentes. En su papel de **enzimas**, las proteínas actúan como catalizadores que controlan las velocidades de muchas reacciones que ocurren en la célula y, de ese modo, controlan el flujo molecular necesario para la viabilidad de la célula. Por lo general, las enzimas son proteínas globulares complejas dotadas de una región especial denominada **sitio activo**. La sustancia sobre la cual ocurre la actividad enzimática, denominada **sustrato**, embona en una hendidura o surco del sitio activo y se adhiere a su-

perfiles, presentes en dicho sitio activo, cuyas caigas son complementarias a las suyas. Como resultado de esa fijación, el sustrato se estira o se deforma de alguna otra manera, con lo cual queda más expuesto a los cambios químicos adecuados. En esencia, la unión del sustrato y la enzima aminora la resistencia que el primero ofrece a la alteración y promueve la reacción mediante la cual el sustrato se convierte en sus productos.

Hasta hace tiempo se consideraba que el sitio activo era una zona rígida de aminoácidos, adyacentes dentro de la molécula proteínica, en la cual embonaba el sustrato como si fuera la llave de una cerradura. Investigaciones posteriores, efectuadas por Daniel Koshland y sus colaboradores en Berkeley, revelaron que la estructura tridimensional del sitio activo es flexible y que la conformación final ocurre en el momento en que el sustrato se adhiere a la enzima, algo así como un guante, que adquiere su forma final cuando se introduce la mano en él. El sitio activo puede incluir regiones no adyacentes de la estructura primaria de la molécula proteínica, ya que el plegamiento final de ésta pone cerca regiones de la proteína antes distantes para producir el complejo enzima-sustrato definitivo.

AMINOÁCIDOS ESENCIALES

Las proteínas están formadas por hasta 20 aminoácidos naturales. El tipo y número de estos varían de una proteína a otra. En muchos casos el organismo puede convertir un aminoácido en otro, de modo que no es necesario que el alimento ingerido contenga los 20 aminoácidos. Sin embargo, ocho o nueve Je esos compuestos, por ejemplo el triptófano y la fenilalanina, no pueden ser sintetizados a partir de otros aminoácidos, sobre todo entre los animales. Esos aminoácidos se denominan esenciales y deben estar presentes en el alimento consumido. Muchos de los aminoácidos esenciales abundan en la carne y los productos lácteos, pero escasean en las verduras.

El consumo de una amplia variedad de proteínas en el alimento garantiza la presencia de todos los aminoácidos necesarios para la síntesis de proteínas. Cualquier deficiencia de los aminoácidos esenciales en el alimento tiene por resultado la síntesis de proteínas defectuosas y, en algunos casos, incluso llega a suspenderse por completo la producción de algunas de ellas. Esto significa que varias enzimas y proteínas estructurales de gran importancia funcionan de modo deficiente e incluso están completamente ausentes.

En condiciones normales, el cuerpo degrada (por desaminación y oxidación) cierta cantidad se sus propias proteínas para obtener los aminoácidos que las constituyen. Cuando esta pérdida no es contrarrestada por un consumo compensatorio de proteínas, sale del organismo más nitrógeno del que entra; el resultado es un balance negativo de nitrógeno. Poco a poco, esta condición se

traduce en desgaste de los músculos y de otros órganos vitales y, en última instancia, en la muerte.

3.4 ESTRUCTURA Y FUNGONES DE LOS LIPIDOS

Los lípidos son una clase de compuestos orgánicos que tienden a ser insolubles en agua y otros disolventes polares, pero solubles en disolventes orgánicos como el tolueno o el éter. Están formados casi por completo de carbono, hidrógeno y oxígeno, aunque pueden contener otros elementos.

Los triglicéridos y otros lípidos tienen mucha más energía asociada con su estructura de enlace que los carbohidratos o las proteínas. Un gramo de la mayoría de los carbohidratos produce aproximadamente 4.3 cal al oxidarse y 1 g de proteína produce 4.6 cal, mientras que 1 g de triglicérido produce más de [^] cal. Por otra parte, las grasas como sustancias de almacenamiento de energía ocupan mucho menos espacio y pesan menos que los carbohidratos. Esto se debe a que los carbohidratos absorben agua durante su almacenamiento, en tanto que las grasas no necesitan agua ni en su forma final de almacenamiento, ni durante las transformaciones intermedias que producen las moléculas de almacenamiento.

Aparte de servir como medios de almacenamiento de energía, ciertos tipos de lípidos acojinan y protegen los órganos internos del cuerpo, mientras que otros, en forma de una capa de grasa situada inmediatamente por debajo de la piel de, muchos mamíferos, brindan aislamiento contra las bajas temperaturas ambientales.

La clasificación de los lípidos es más difícil que la de los carbohidratos o las proteínas, pues en los primeros existe más diversidad. Entre las principales clases de lípidos funcionales de los seres vivos están las grasas neutras (triglicéridos), los fosfolípidos y los esferoides. Las ceras forman capas protectoras en las superficies de muchas plantas y animales.

TRIGLICÉRIDOS Y FOSFOLÍPIDOS

Las grasas neutras, triglicéridos o triacilgliceroles son los más comunes y mejor conocidos de los lípidos. Están formados por tres ácidos grasos unidos a los tres grupos hidroxilo del triple alcohol glicerol (Fig. 3.2). Como la unión de un ácido y un alcohol produce un éster, los triglicéridos también se conocen como triésteres.

Los ácidos grasos pueden clasificarse conforme a su nivel de saturación. Por saturación se entiende la cantidad de hidrógeno presente en las largas cadenas de carbono de los ácidos grasos presentes en las grasas neutras. Si la cadena de carbono de cada ácido graso presenta un número máximo de átomos de H, se dice que está saturada; la carne de res y la de cerdo contienen grasas saturadas. Por el contrario, si hay enlaces

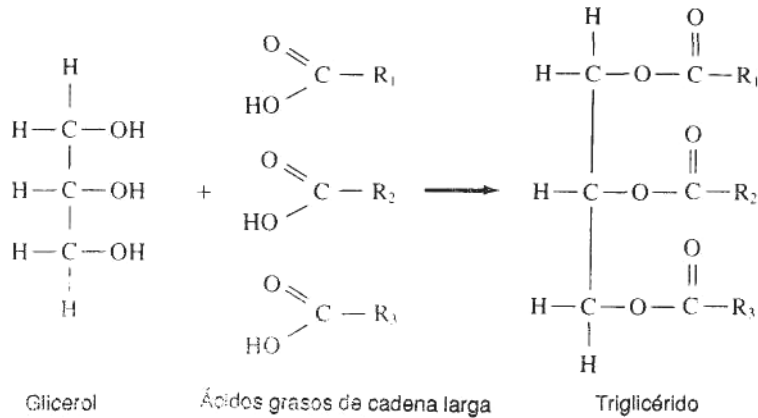


Fig. 3.2

dobles o triples entre cualesquiera de los carbonos de la cadena, de modo que hay una reducción consecuente en la cantidad de átomos de H que contienen dichos carbonos, se considera que la grasa está insaturada. Debido a la presencia de enlaces múltiples, las grasas insaturadas suelen tener cadenas dobladas en vez de las cadenas rectas que se observan en las grasas saturadas. En caso de que los enlaces dobles o triples de las cadenas de ácidos grasos sean muy numerosos, la grasa se clasifica como **poliinsaturada**; los pescados y las verduras son ricos en grasas poliinsaturadas. Si un triglicérido se encuentra en estado sólido en condiciones ordinarias se denomina **grasa**; si en las mismas condiciones se encuentra en estado líquido se llama **aceite**. Las grasas y los aceites son, por igual, grandes fuentes de energía.

Los **fosfolípidos** tienen una estructura química parecida a la de los triglicéridos. Los dos primeros grupos hidroxilo del glicerol están unidos mediante enlaces estéricos a otros tantos ácidos grasos, pero la tercera posición está ocupada por un grupo fosfato. Además, la mayor parte de los fosfolípidos contienen otro grupo cargado unido al extremo donde está el fosfato. En la figura 3.3 se muestra un fosfolípido típico. Nótese las cargas presentes en el extremo fosfatado. Son estas cargas las que dan a los fosfolípidos sus propiedades tan especiales: uno de sus extremos es polar y soluble en agua (hidrosoluble), mientras que la mayor parte de la molécula es apolar e insoluble en agua. Los fosfolípidos tienen una importante función dentro de la membrana celular, pues mantienen la estructura de capas polares y apolares de

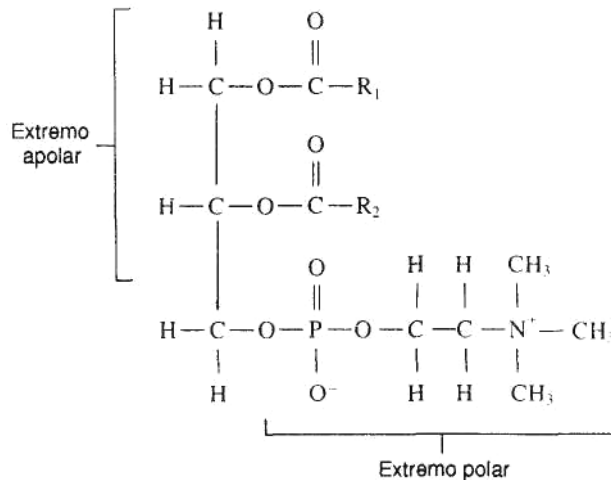


Fig. 3.3

ella. Asimismo, los fosfolípidos son útiles para el transporte de lípidos en medios acuosos como la sangre.

ESTEROIDES

Los **esferoides** poseen una estructura muy diferente a la de las grasas neutras y los fosfolípidos. Son clasificados entre los lípidos debido a su insolubilidad en agua. Están formados por cuatro anillos interconectados de átomos de carbono, tres de los cuales poseen seis átomos y uno, cinco.

EJEMPLO 4 El colesterol es un buen ejemplo de la estructura de los esteroides (Rg. 3.4). Aunque esta sustancia se relaciona con la arteriosclerosis en el ser humano, se trata de un componente estructural indispensable de la membrana celular y su función es clave en diversos tejidos animales, por ejemplo los nervios y la sangre. No existe colesterol en las plantas.

Además del colesterol, a los esteroides pertenecen vitaminas solubles en lípidos (Hposolubles) como la vitamina D; las hormonas sexuales y las hormonas de la corteza suprarrenal son esteroides que parecen derivarse del colesterol sintetizado dentro del organismo.

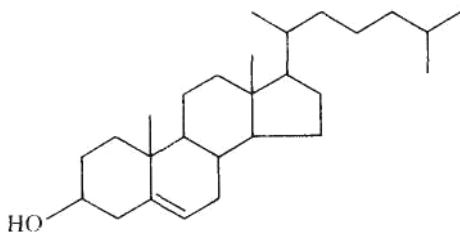


Fig. 3.4

CERAS

Una **cera** es un lípido por sus características de solubilidad apolar y por sus propiedades extremadamente hidrofóbicas (de rechazo al agua). Las ceras constan de un solo alcohol, muy complejo, unido a un ácido graso de cadena larga mediante un enlace estérico ordinario. Son importantes lípidos estructurales que a menudo forman capas protectoras en las superficies de las hojas, los tallos, el pelaje, la piel, etc. Forman eficaces barreras contra la pérdida de agua y, en algunos casos, constituyen la rígida armazón de estructuras tan complejas como los panales de las colmenas. Las ceras también tienen usos comerciales; por ejemplo, en el pulido de muebles y la elaboración de compuestos protectores para automóviles y acabados para pisos.

3.5 LAS BASES QUÍMICAS DE LOS SISTEMAS VIVOS

Todos los seres vivos están formados por complejos sistemas de compuestos orgánicos e inorgánicos. Los límites entre un sistema muy complejo pero inanimado y una de las formas de vida más simples son un tanto arbitrarios.

EJEMPLO 5 Los virus pueden ser clasificados como "vivos" o como "inanimados" según el punto de vista. La complejidad de los sistemas vivos es una condición necesaria, pero la capacidad de los sistemas complejos para crecer, reproducirse, mantener su orden Interno y procesar la Información son aún más importantes como criterios para considerar que un sistema es una "entidad viva". (Este tema se estudia más a fondo en los problemas 1.11 a 1.13.)

Problemas resueltos

3.1 ¿Cuál es la diferencia entre las fórmulas empírica y estructural de un monosacárido?

En una fórmula empírica se resumen simplemente el número y los tipos de átomos presentes en una molécula, pero no se muestra la disposición de tales átomos. La fórmula empírica $C_6H_{12}O_6$ corresponde por igual a muchos tipos de monosacáridos distintos, como la glucosa, la fructosa, la mañosa y la galactosa. La fórmula estructural brinda información acerca del número, los tipos y la disposición de los átomos que integran la molécula. Así, la glucosa puede

distinguirse de su isómero fructosa mediante la fórmula estructural, escrita como cadena recta o como anillo (Fig. 3.1). Los monosacáridos existen en ambas formas.

3.2 ¿Cuáles son las principales diferencias entre los polisacáridos comunes glucógeno, almidón y celulosa?

Estos tres polisacáridos están formados por largas cadenas, a menudo ramificadas, de moléculas de glucosa. El glucógeno y el almidón se usan

principalmente como formas de almacenamiento de energía y las enzimas los degradan fácilmente, con lo cual se liberan los monómeros de glucosa para ser degradados aún más. Por el contrario, la celulosa es importante como una de las principales macromoléculas estructurales de las paredes celulares de casi todas las plantas y no es fácil degradarla a sus monosacáridos constituyentes. Los organismos que subsisten alimentándose de madera o pasto tienen esa capacidad porque en sus aparatos digestivos hay microorganismos capaces de digerir la celulosa. Si los seres humanos pudiéramos tener una relación simbiótica de ese tipo con los microorganismos digestores de celulosa, la crisis mundial de escasez de alimentos se aliviaría considerablemente, pues podríamos salir a pastar.

La celulosa difiere del glucógeno y del almidón en que forma largas cadenas no ramificadas que dan al polímero tenacidad y rigidez. Aparte, la constitución genética de la celulosa y la naturaleza de sus enlaces producen largas cadenas que se unen en ciertos puntos para integrar una fuerte estructura fibrosa, algo así como los cables que se usan para tender puentes y que prestan resistencia tensional a la estructura. Los almidones contienen unidades de cadena recta y de cadena ramificada, mientras que el glucógeno tiene una mayor abundancia de ramificaciones. La ramificación dentro del glucógeno y del almidón confiere cierta solubilidad a estas moléculas y, además, produce una mayor vulnerabilidad al ataque enzimático.

3.3 ¿De qué está formada la quitina?

La quitina es uno de los principales constituyentes del exoesqueleto de los insectos y otros artrópodos, aunque también existe entre los hongos. Se trata de un resistente polímero, impermeable al agua, formado por largas cadenas de un derivado de la glucosa al que se incorporó un grupo nitrogenado. Aunque en sentido estricto no es un polisacárido, la quitina puede considerarse un polisacárido modificado. La modificación consiste en la sustitución del grupo hidroxilo (—OH) del segundo átomo de carbono de cada glucosa por un grupo



3.4 Describa la interacción de hormonas y enzimas en el control de las concentraciones de glucógeno.

El descubrimiento y la investigación del glucógeno, realizados por Claude Bernard, fisiólogo francés del siglo pasado, condujeron al conocimiento de la función que desempeñan los procesos antagonistas para el mantenimiento de un medio interno constante en los seres vivos. Este concepto, denominado posteriormente **homeostasis**, fue clave para descubrir que el funcionamiento, tanto en la salud como en la enfermedad, consiste en un equilibrio entre los

mecanismos que tienden a incrementar la concentración de cierto constituyente de los líquidos corporales y los que tienden a reducirla. Los niveles de glucógeno son controlados por la interacción de hormonas y enzimas. La producción de glucógeno aumenta al elevarse la concentración de glucosa-6-fosfato, un precursor del glucógeno, lo cual estimula a la sintasa del glucógeno e inhibe a la fosforilasa del glucógeno. La **insulina** activa la sintasa del glucógeno y, de ese modo, fomenta la producción del polisacárido. A la insulina se opone el **glucagón**, el cual, junto con la **adrenalina** o **epineirina**, promueve la degradación del glucógeno a glucosa. De este modo, el mantenimiento del equilibrio del azúcar en la sangre se logra con la cuidadosa producción de hormonas: algunas que favorecen el almacenamiento de glucosa en forma de glucógeno cuando las concentraciones de monosacáridos son altas; otras que inducen la degradación del glucógeno cuando se abaten los niveles de glucosa en la sangre.

3.5 La información genética almacenada en el DNA incluye un código para la estructura primaria de cada proteína. ¿De qué dependen las importantes estructuras secundaria, terciaria y cuaternaria de las proteínas?

Una vez determinada la estructura primaria, es decir, el ordenamiento lineal de los aminoácidos que constituyen la proteína, las estructuras superiores son adoptadas en forma automática. Estos cambios, consistentes en alteraciones de la configuración tridimensional de la proteína, se deben a interacciones electrostáticas (por cargas eléctricas) dentro de la propia molécula o al agrupamiento de regiones hidrofóbicas o hidrofílicas. Además, la formación de puentes de hidrógeno entre regiones adyacentes e incluso inicialmente distantes de la cadena proteínica contribuye a generar las curvaturas, los dobleces, las láminas y otras configuraciones asociadas con los niveles estructurales superiores. Tiene particular importancia, en la asociación de polipéptidos individuales para generar la estructura cuaternaria, la formación de enlaces S—S a partir de los grupos sulfhidrilo (—SH) presentes en algunas moléculas polipeptídicas. Los enlaces S—S existen, por ejemplo, como enlaces entre las dos cadenas polipeptídicas de la molécula de insulina.

3.6 ¿En qué se asemejan y en qué se diferencian las proteínas?

Todas las proteínas comparten ciertas propiedades. Son conjuntos de aminoácidos unidos entre sí por medio de enlaces peptídicos, formando así largas cadenas llamadas polipéptidos. Todas sufren alteraciones morfológicas en sus cadenas polipeptídicas, de lo cual resulta la estructura secundaria, y otras modificaciones de su configuración a las que se deben el superplegamiento o los complejos dobleces de la estructura terciaria. Es factible la unión de

varias cadenas polipeptídicas para producir la estructura cuaternaria. Sin embargo, fuera de estas propiedades en común, las proteínas exhiben enormes diferencias, sobre todo en su grado de complejidad.

Las **proteínas fibrosas**, moléculas insolubles particularmente importantes como entidades estructurales, existen por lo general en forma de largas cadenas con secuencias uniformes de ciertos aminoácidos. Esta uniformidad en la composición de aminoácidos imparte regularidad a la configuración de la proteína fibrosa. Muchas de estas proteínas tienen estructura secundaria α -helicoidal (α -queratinas como el pelo), mientras que otras exhiben la disposición laminar plegada (β -queratinas como la seda). Por lo común, la estructura terciaria es más sencilla y uniforme que en otros tipos de proteínas. La **colágena** es una proteína fibrosa que presenta un tercer tipo de estructura, pues consta de tres cadenas polipeptídicas estrechamente retorcidas para formar una hélice compleja. Estas cadenas, cuya "goma" interna consta en su mayor parte de puentes de hidrógeno, son muy resistentes y brindan tenacidad a los tendones y los ligamentos.

Las **proteínas globulares** tienen una complejidad mucho mayor que la observada en las proteínas fibrosas y, sin embargo, son relativamente solubles. En general carecen de la uniformidad de estructura primaria que se aprecia en las proteínas fibrosas y su estructura secundaria es muy irregular. En particular, su estructura terciaria es sorprendente, pues incluye complejos patrones de plegamiento que dan por resultado una conformación globular. La estructura cuaternaria consiste en el complejo entrelazamiento de cadenas polipeptídicas muy plegadas de por sí.

Varias proteínas globulares tienen función estructural, como en el caso de las tubulinas α y β , cuyos conjuntos forman los microtúbulos de la célula; con todo, la mayoría participan en procesos fisiológicos más dinámicos. Por ejemplo, las proteínas de la sangre, las enzimas y las hormonas proteínicas son globulares. Muchas de tales proteínas son conjugadas; es decir, constan de una molécula apoteínica unida a la porción proteínica. La hemoglobina es una proteína conjugada en la que cuatro grupos prostéticos heme están asociados con cuatro cadenas polipeptídicas globulares independientes, pero entrelazadas.

3.7 Dado que muchas enzimas y proteínas de la sangre son de tipo conjugado, ¿qué papel desempeñan los grupos prostéticos de tales proteínas en la vida de la célula?

El grupo prostético de las proteínas conjugadas suele ser una molécula orgánica unida a la proteína de modo laxo o fuerte, aunque también puede tratarse de una molécula mucho más sencilla y hasta de un simple átomo. La presencia del grupo prostético puede alterar profundamente las propiedades de la proteína a la que está unido. En el caso de las enzimas metabólicas, el grupo prostético puede ser el punto de

unión para algunas de las sustancias que participan en la reacción. Por ejemplo, muchas de las enzimas que participan en reacciones de deshidrogenación contienen un grupo prostético al que se adhieren los átomos de hidrógeno durante la reacción. Esta clase de grupos prostéticos se denominan **coenzimas** en vista del papel cooperativo que desempeñan durante la reacción catalítica.

En la terminología creada originalmente para las reacciones enzimáticas, la porción proteínica se denomina **apoenzima**, mientras que el conjunto del grupo prostético y la apoenzima recibe el nombre de **holoenzima**. La apoenzima, dado que es una proteína compleja, es vulnerable al calor y no pasa con facilidad a través de las membranas; por lo común, el grupo prostético es resistente al calor y se difunde con facilidad.

3.8 ¿Cuál es el resultado probable de una alimentación deficiente en uno o más de los aminoácidos esenciales?

Por definición, aminoácidos esenciales son los que no pueden sintetizarse dentro del organismo. Por tanto, si no están presentes en el alimento no será posible incorporarlos durante la síntesis de proteínas. En la mayor parte de los casos, esto suspende la producción de las proteínas que requieren el aminoácido faltante o, si la proteína se forma, su funcionalidad es más baja o está alterada; ambos resultados tienen terribles consecuencias para el organismo. Incluso puede haber excreción de otros aminoácidos debido a la ausencia de un aminoácido en particular..

3.9 ¿Cuál es el resultado de una alimentación pobre en proteínas?

La falta de una cantidad adecuada de proteínas o la deficiencia de las proteínas ingeridas pueden conducir a un estado de balance negativo de nitrógeno, una grave condición en la que sale del cuerpo más nitrógeno (una medida de la proteína) del que entra. En última instancia, el desgaste del músculo y de otros tejidos vitales asociados con el agotamiento de las proteínas conduce a la muerte. Enfermedades tan devastadoras como el kwashiorkor (carencia de proteína) y el marasmo (falta de proteína y de otros nutrientes) son los síntomas obvios de la deficiencia nutricional de proteína en las regiones donde hay hambruna. Por desgracia, lograr que la alimentación recobre un nivel adecuado de proteína es más difícil y costoso que obtener las calorías provenientes de los carbohidratos y hasta de los lípidos.

Por lo común los adultos se encuentran en balance de nitrógeno. Las pérdidas de este elemento por degradación de proteínas son compensadas por ingestión de proteínas, las cuales lo contienen. Sin embargo, durante el crecimiento y cuando se está convaleciendo de una enfermedad las personas pueden presentar balance positivo de nitrógeno debido a que ingieren más proteínas de las que pierden.

- 3.10** ¿Por qué los esferoides se clasifican como lípidos a pesar de que sus estructuras son muy diferentes a las de las grasas neutras (aceites) y los fosfolípidos?

La inclusión de los esferoides en el grupo de los lípidos se basa por completo en la solubilidad. Los esferoides comparten con otros lípidos la tendencia a disolverse en disolventes apolares como el cloroformo y el tolueno, pero a no ser disueltos por el agua. Asimismo, las vías metabólicas de degradación de las grasas pueden interactuar con las de síntesis de colesterol. Algunas enfermedades que se manifiestan como incapacidad para metabolizar las grasas neutras también van acompañadas por síntomas de mal metabolismo del colesterol.

Puesto que los esteroides son relativamente solubles en los lípidos, las hormonas esteroides tienden a acumularse en tejidos ricos en grasas, como el tejido adiposo. Esto representa un peligro para la salud de quienes ingieren carne de animales tratados con esteroides. Este tratamiento es una práctica a la que suelen recurrir los ganaderos con el fin de incrementar la masa muscular de su ganado.

- 3.11** Los triglicéridos saturados tienden a formar grasas, mientras que los poliinsaturados suelen formar aceites. ¿Cuál es la probable explicación de este fenómeno y qué consecuencias tiene en cuanto a la salud se refiere?

Debido a sus dobles, las cadenas poliinsaturadas no pueden acomodarse lado a lado tan bien como lo hacen las cadenas rectas de las grasas saturadas. Esto significa que no pueden formar enlaces hidrofóbicos con la misma facilidad que las grasas saturadas y, por consiguiente, son menos cohesivas y menos termoestables. Lo anterior explica por qué es más frecuente encontrarlos en forma de aceites (líquidos) que en forma de grasas (sólidos). Debido a su tendencia a permanecer líquidos, es menos factible que se solidifiquen en las arterias. Se tienen algunas pruebas de que las dietas abundantes en grasas saturadas se relacionan con la aterosclerosis y las enfermedades cardiovasculares; esto ha llevado a muchos nutriólogos a sugerir el consumo de pescado y de verduras como fuente de proteínas en vez de la carne roja, tan importante en la alimentación de las sociedades económicamente firmes.

- 3.12** Las "mantecas" vegetales se producen tratando aceites vegetales con un chorro de hidrógeno gaseoso en presencia de catalizadores metálicos como el platino. ¿Cómo funciona este proceso?

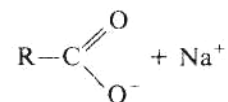
En tales condiciones, los enlaces dobles de los aceites insaturados se abren y el hidrógeno se une de modo covalente a los átomos de carbono, de tal manera que el resultado es una grasa saturada (hidrogenada).

- 3.13** Las plantas tienen cantidades de grasa muy inferiores a las de los animales. ¿A qué se debe esto?

En general, las plantas no tienen problema alguno si utilizan el almidón como principal macromolécula de almacenamiento de energía, ya que su forma de vida es sedentaria. En situaciones en las que resulta provechoso para la planta tener una forma eficiente (y por tanto ligera) de almacenamiento de calorías, se observa la presencia de triglicéridos. Las semillas, que deben almacenar una cantidad máxima de calorías en un espacio limitado, son ricas en grasas y aceites. Las semillas con mayor abundancia de aceite, por ejemplo la del algodón, son una valiosa fuente comercial de este producto.

Los animales, dada su mayor movilidad respecto a las plantas, se benefician disponiendo de fuentes de energía más ligeras y, por tanto, disponen de mecanismos para producir y almacenar mayores cantidades de grasas que las plantas. Un ejemplo de la importancia del almacenamiento de grasas en los vertebrados superiores es su gradual adquisición evolutiva de un órgano especial, la **masa de tejido adiposo**. En los peces, la grasa se almacena en forma irregular dentro del músculo. Los anfibios poseen cuerpos grasos y los reptiles ya cuentan con un órgano adiposo rudimentario. Sin embargo, en las aves y los mamíferos existe un tejido adiposo competente, el cual no sólo sirve como lugar de almacenamiento de lípidos, sino que participa activamente en la síntesis de lípidos a partir de carbohidratos. En los mamíferos, el tejido adiposo es tan extraordinariamente sensible a diversas hormonas, que se usa para diagnosticar la actividad de esas hormonas. La insulina, el principal factor hormonal en la conversión de carbohidratos en grasas, se valora midiendo su efecto sobre el consumo de glucosa en el tejido adiposo.

- 3.14** Los jabones se producen por tratamiento de triglicéridos o ácidos grasos con bases fuertes (por lo general NaOH o KOH). En esencia, los jabones son sales de ácidos grasos de cadena larga, las cuales se forman con la reacción



Dada la índole tan diametralmente opuesta de los extremos de las moléculas de jabón, ¿cuál es el mecanismo que hace del jabón un detergente tan eficaz?

El fundamento de la acción de los jabones es la inmediata asociación de su extremo apolar (la cadena de carbonos) con los aceites, las grasas y otros lípidos (los principales ingredientes de la mugre), que luego son enjuagados junto con la molécula de jabón

debido a que el extremo polar de esta última se asocia con el agua. Esta "doble asociación" de la molécula de jabón con el mundo de los aceites y con el mundo del agua explica su función en la eliminación de la mugre y otros contaminantes.

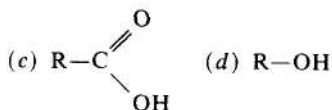
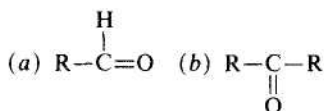
- 3.15 ¿Puede esperarse que una mezcla de sustancias químicas complejas, combinadas en las mismas proporciones que guardan dentro de la materia viva, posea las características de la vida?

No, no puede esperarse que un conjunto de sustancias inorgánicas y orgánicas exhiba tales propiedades, ni siquiera tratándose de los mismos materiales presentes en las células vivas. Se considera que la vida es un fenómeno natural y que es posible conocerla en términos de sus componentes físicos y químicos. Sin embargo, las sustancias presentes en los

seres vivos no están combinadas al azar, como si fueran los ingredientes de un caldo. Más bien están organizadas como estructuras complejas que realizan una variedad de interacciones, las que sólo son posibles gracias a la **disposición tan ordenada** de esas sustancias. Los compartimientos delimitados por membranas permiten la existencia de concentraciones locales de ciertas sustancias, lo cual se presta a la especialización dentro de la célula. En el interior de ésta, al igual que en el interior de los organismos pluricelulares, existe una jerarquía estructural y funcional que ha estado en continuo y lento desarrollo a lo largo de cientos y hasta miles de millones de años. Los científicos pueden simular algunos de los niveles de complejidad más simples de la materia viva, pero aún falta mucho para que conozcamos todas las complejas partes interrelacionadas que dan a la vida su ritmo y su integridad.

Problemas complementarios

- 3.16 ¿Cuál es el nombre genérico de los siguientes compuestos orgánicos?



- 3.17 ¿Cuántos átomos de carbono contiene una pentosa?
- 3.18 ¿Cuántas moléculas de agua se desprenden durante la unión de tres monosacáridos para formar un trisacárido?
- 3.19 ¿En qué se diferencia la glucosa de la dextrosa?
- 3.20 ¿Cuáles son las dos hexosas que están presentes en el azúcar de mesa, un disacárido?

- 3.21 ¿Qué polisacárido está presente en los animales?

- 3.22 ¿A cuáles de sus características estructurales debe la celulosa la enorme tenacidad y resistencia a la hidrólisis?

- 3.23 ¿Cuántos aminoácidos existen en la naturaleza?

- 3.24 ¿Qué átomos se unen durante la formación de un enlace peptídico?

- 3.25 ¿Qué tipo de enlace mantiene el orden lineal de los aminoácidos de una proteína, el cual constituye la estructura primaria de ésta?

- 3.26 ¿A qué nivel estructural de las proteínas pertenece la unión de varias cadenas polipeptídicas para la formación de una proteína completa?

- 3.27 ¿En qué estado de balance de nitrógeno se encuentra un niño sano?

- 3.28 La lecitina es un ejemplo de _____.

- 3.29 ¿A qué clase de lípido pertenecen las hormonas que se sintetizan en el ovario?

- 3.30 ¿En qué sustancia es particularmente rica la cutícula protectora de las hojas?

- 3.31** ¿Cuáles son los dos lípidos que deben eliminarse del alimento de las personas afectadas por enfermedades cardiovasculares?
- 3.32** ¿Qué polisacárido derivado está presente en las paredes celulares de los hongos y en el exoesqueleto de los Insectos?
- 3.33** Mencione dos proteínas globulares cuya función sea principalmente estructural.
- 3.34** ¿Qué porción de algunas enzimas es resistente a la ebullición?

Respuestas

- | | | | | | |
|-------------|---|-------------|---|-------------|--|
| 3.16 | a) Aldehído b) Cetona
c) Ácido orgánico d) Alcohol | 3.22 | Disposición paralela de fibras
y falta de ramificación | 3.28 | Fosfolípido |
| 3.17 | Cinco | 3.23 | 20 | 3.29 | Esferoides |
| 3.18 | Dos | 3.24 | Carbono y nitrógeno | 3.30 | Cera |
| 3.19 | En nada, son iguales. | 3.25 | Covalente | 3.31 | Grasas saturadas y colesterol |
| 3.20 | Glucosa y fructosa | 3.26 | Cuaternaria | 3.32 | Quitina |
| 3.21 | Glucógeno | 3.27 | Positivo | 3.33 | α -Tubulina y β -tubulina |
| | | | | 3.34 | El grupo prostético |

Organización celular de la vida

4.1 LA TEORÍA CELULAR

Todos los seres vivos están constituidos por **células**. La célula es la unidad de la vida. En los reinos Monera y Protista, el organismo en su totalidad está conformado por una sola de ellas, en tanto que en la mayoría de los hongos, en los animales y las plantas, el organismo es un conjunto muy complejo formado por billones de células. Tan sólo el encéfalo humano contiene miles de millones de ellas. Las células y sus actividades son tan vitales para comprender la vida, que la teoría celular se ha convertido en un principio organizador central en el campo de la biología. En la actualidad, el concepto de célula se da por entendido, mas no siempre ocurrió así.

Aunque la creación de la teoría celular se atribuye generalmente a Matthias Schleiden (1838) y a Theodor Schwann (1839), en realidad es el resultado de los esfuerzos de muchos biólogos. He aquí los eventos más importantes en su desarrollo:

- van Leeuwenhoek perfecciona la manufactura de lentes y microscopios (mediados del siglo xvii a principios del xviii).
- Hooke publica un artículo sobre la naturaleza celular del corcho (1665).
- Lamarck afirma que todos los organismos vivos poseen tejido celular (1809).
- Dutrochet sostiene que la materia viva está constituida por diminutas células redondas, las cuales aumentan en tamaño y en cantidad (1824).
- Brown describe el núcleo (1831).
- Schleiden publica estudios sobre células vegetales (1838).
- Schwann publica estudios sobre células animales (1839).
- Virchow llega a la conclusión de que todas las células se derivan de células preexistentes (1858).

Al llegar el siglo xix, la organización celular de la materia viva ya era evidente y la teoría resultante postulaba que:

1. Todos los seres vivos están integrados por células y los productos de éstas.

2. Las células son las unidades de estructura y función.

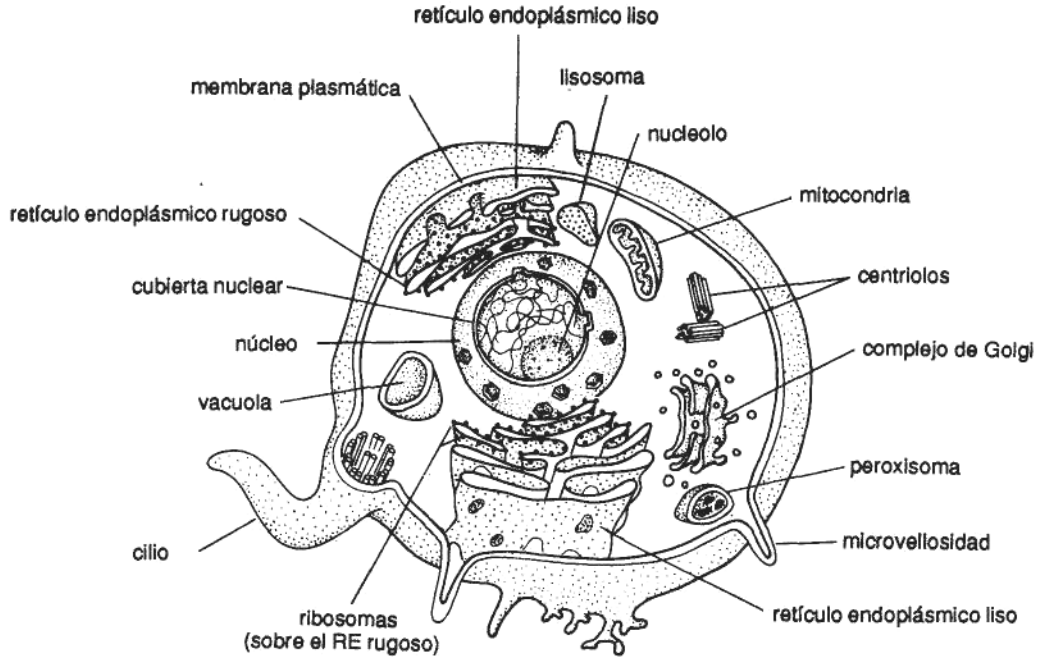
En 1858, Virchow agregó un tercer postulado:

3. Todas las células provienen de células preexistentes.

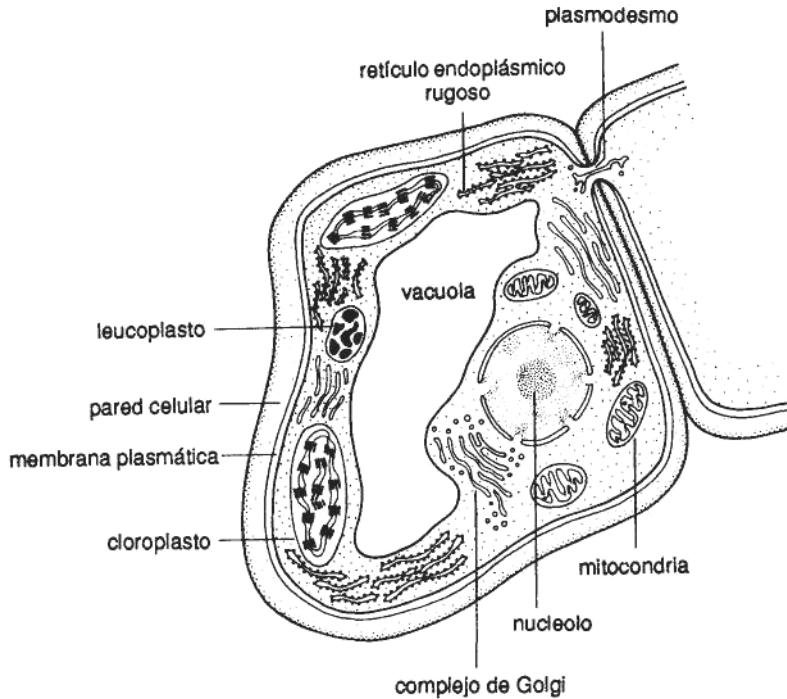
A finales del siglo xix, se aceptó también que las células son la base para la comprender las enfermedades, es decir, cuando la gente enferma es porque sus células están enfermas. Hasta mediados del siglo xx, la **patología** (el estudio de las enfermedades) se apoyó en forma casi exclusiva en el enfoque celular (citológico).

4.2 ORGANIZACIÓN CELULAR

En el siglo xix se pensaba que la célula constaba simplemente de una membrana delimitante externa, un núcleo interno y una gran masa de citoplasma alrededor de éste. Aparte de su existencia, poco era lo que se sabía de ella. No obstante, métodos de estudio cada vez más perfectos lograron revelar su estructura interna. En los primeros microscopios se utilizaban rebanadas delgadísimas de las muestras para que la luz pudiera atravesarlas y, así, iluminar las estructuras celulares. Métodos de coloración (tinción) cada vez mejores permitieron a los investigadores aumentar selectivamente la visibilidad de las estructuras celulares. Sin embargo, estos métodos destruían las células estudiadas; más tarde se inventaron técnicas, basadas en los efectos que la densidad y la regularidad de las estructuras celulares tienen sobre la luz (como la polarización), que permitieron obtener un mayor contraste entre esas estructuras sin provocar la muerte de los especímenes. También se usaron colorantes vitales para estudiar células vivas. Para entonces ya se habían estudiado muchos elementos subcelulares, incluso los cromosomas y el nucléolo. Con la invención del microscopio electrónico en la década de 1930, en el cual se emplean electrones en vez de luz, pudo estudiarse con mayor grado de resolución la compleja estructura membránica del citoplasma.



a) Célula animal



b) Célula vegetal

Fig. 4.1

Con la dilucidación de las numerosas estructuras subcelulares quedó claro que las funciones de la célula dependen de estructuras especializadas comparables a los órganos del cuerpo; por consiguiente, recibieron el nombre de **organelos**. Estos organelos separan espacios, como las habitaciones de una casa, y así permiten la especialización.

La disposición de los organelos equivale a una división del trabajo en el interior de la célula. En general, estos constituyen sistemas organizados de membranas internas y se ven como compartimientos de diversas formas. La forma que adopta cada organelo se relaciona con sus funciones. Esta asociación íntima entre estructura (forma) y función es universal en biología y se observa en todos los niveles: en la célula, en los organismos pluricelulares y hasta en los ecosistemas.

EJEMPL01 Las neuronas son un ejemplo particularmente adecuado de la relación entre estructura y función. Estas células mantienen una red de comunicación en todo el cuerpo gracias a la transmisión de Impulsos eléctricos hacia los músculos y las glándulas, combinado con el envío de señales eléctricas hacia el "tablero maestro" del encéfalo y la médula espinal. La mejor manera de transportar señales eléctricas son las largas y delgadas prolongaciones que corren por todo el cuerpo. Las neuronas poseen esas largas prolongaciones citoplásmicas, las cuales se asemejan a la red d3 cableado de un sistema telefónico o eléctrico.

4.3 ORGANELOS CELULARES

Muchos organelos celulares parecen derivarse de membranas, las cuales son capas delgadas de materia viva rodeadas por un medio amorfo circundante. Sin embargo,

algunos organelos no tienen estructura membranosa. Dentro de este tipo se encuentran los ribosomas, los microtúbulos y microfilamentos y los flagelos, cilios y centriolos. Los procariotes tienen un pequeño repertorio de organelos en su citoplasma y, por lo común, estos son de tipo no membranoso, como los ribosomas. Carecen de cilios, centriolos, microfilamentos y microtúbulos. Por el contrario, los eucariotes son ricos en cuanto a cantidad y diversidad de tipos de organelos presentes en su citoplasma: los tienen de tipo membranoso y no membranoso (Fig. 4.1). Todas las células, sean procarióticas o eucarióticas, siempre tienen membrana celular (membrana plasmática).

La **membrana celular** es la capa más externa de la célula viva. Controla el paso de materiales hacia el interior o el exterior de ella. En un concepto antiguo de la membrana celular, llamada **hipótesis de la membrana unitaria**, ésta se describe como un par de capas proteínicas densas, una interna y otra externa, que rodean a una capa fosfolipídica más gruesa pero menos densa. Esta estructura tipo "emparedado" fue descubierta gracias al estudio de muchas membranas con el microscopio electrónico. También se observaron orificios que atraviesan la membrana hacia el exterior.

En fechas más recientes, S. J. Singer y G. L. Nicholson propusieron el **modelo del mosaico fluido** (Fig. 4.2). Como el modelo anterior, éste propone una doble capa de fosfolípidos con sus extremos polares orientados hacia las superficies interna y externa y sus extremos apolares hidrófobos dirigidos en yuxtaposición hacia el centro de la bicapa. Sin embargo, este modelo del mosaico fluido explica mejor la naturaleza dinámica de las proteínas de la membrana. Según este modelo, dichas proteínas pueden localizarse en la superficie exterior o en la interior de la bicapa lipídica (**proteínas extrínsecas**) o

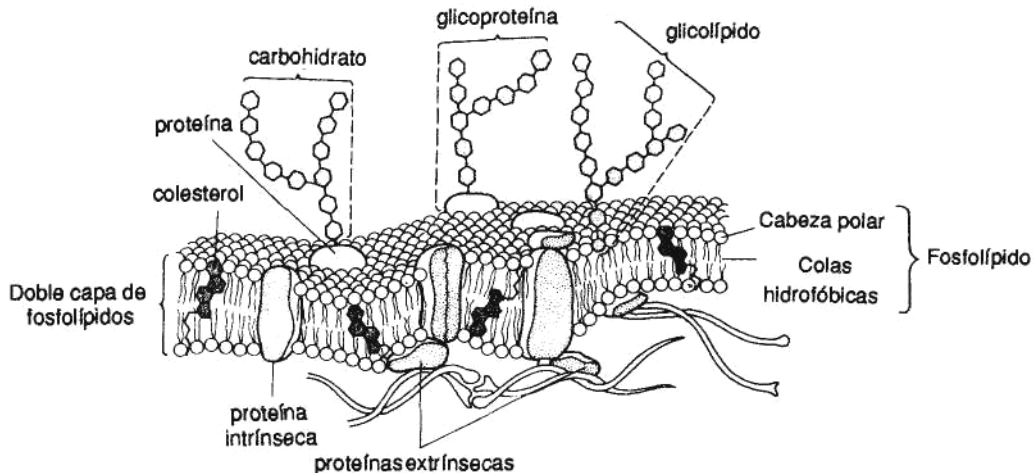


Fig. 4.2

bien en la matriz fosfolipídica (**proteínas intrínsecas**); algunas están embebidas en la bicapa pero asoman hacia el exterior, el interior o ambos lados. Las estructuras primaria y terciaria de las proteínas son congruentes con la posición de éstas dentro de la membrana o sobre ella. En las proteínas intrínsecas predominan los aminoácidos hidrofóbicos, por lo que éstas adoptan estructuras que alejan de la bicapa hidrofóbica los aminoácidos hidrofílicos; por el contrario, las proteínas extrínsecas cuentan con residuos hidrofílicos que se unen al extremo polar de los fosfolípidos e interactúan con la solución acuosa circundante. Según este modelo, es posible cierta circulación lateral de los fosfolípidos y las proteínas.

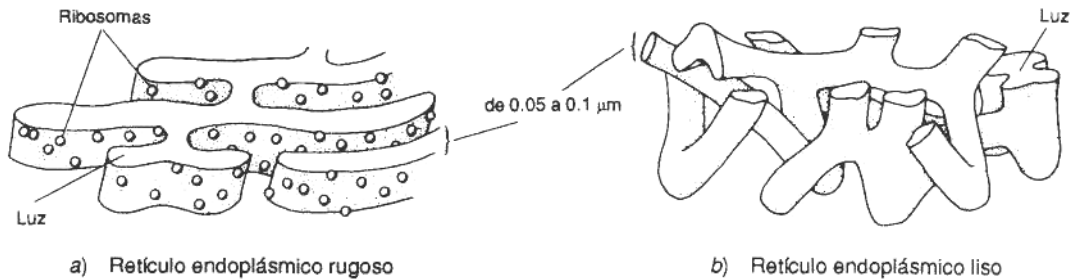


Fig. 4.3

En muchas células la membrana externa está rodeada por una pared rígida o **película dura**. Estas estructuras externas son aditamentos inanimados de la superficie de la membrana que no afectan de modo sustancial la permeabilidad de la célula. En las plantas, los hongos y las bacterias, esta cubierta exterior se denomina **pared celular** y está compuesta, respectivamente, de celulosa, de quitina o de una variedad de complejas combinaciones de carbohidratos o de aminoácidos. La pared celular brinda sostén e incluso puede evitar que la célula reviente en los medios hipotónicos. Casi todas las células animales presentan una capa externa de cadenas cortas de carbohidratos enlazadas de modo covalente a la membrana y denominada **glicocálix**. Esta cubierta contiene **receptores** que fijan sustancias externas que controlan la actividad celular interna. El glicocálix también contiene las glicoproteínas antigénicas que proporcionan a las células su identidad inmunológica. Otras estructuras externas sirven para mantener las células estrechamente unidas o forman espacios intercelulares para el transporte de una célula a otra. Los cascarones que rodean y protegen los huevos de diversos vertebrados e invertebrados son otro tipo de barrera por fuera de la membrana celular.

El **retículo endoplásmico (RE)** es una serie de conductos membranosos que atraviesan el citoplasma de la mayoría de las células eucarióticas (Fig. 4.3). Forma una red ininterrumpida que se prolonga desde la membrana celular hasta la membrana nuclear. En algunas

regiones de la célula se ve como una serie de discos o sacos aplanados. En muchas partes de la célula, el retículo endoplásmico está asociado con unos pequeños granulos densos situados a lo largo del borde exterior de su membrana. Estas estructuras se denominan **ribosomas** y le dan aspecto rugoso a ciertas regiones del retículo, por lo que éste se conoce como retículo endoplásmico rugoso (RER) en estas regiones (frecuentemente asociadas con actividad de síntesis proteínica). El retículo endoplásmico liso (REL) no contiene ribosomas y se observa en regiones celulares que participan en la síntesis y el transporte de lípidos o en la detoxificación de una variedad de venenos.

Los organelos denominados **complejo de Golgi** poseen una estructura membranosa similar a la del RE (Fig. 4.4a). Estos semejan una pila de sacos o vesículas aplastados y son continuación de los canales del REL. Su principal función es el almacenamiento, la modificación y el empaque de sustancias de secreción, ya que están particularmente desarrollados en células secretoras como las del páncreas. La porción externa del complejo de Golgi expulsa su material secretorio dentro de glóbulos rodeados por una membrana (vesículas secretoras) y que migran hacia la superficie de la célula. Quizá también proporcionan material para la membrana celular. De hecho, el complejo de Golgi parece formar parte de un sistema dinámico de conductos membranosos del interior de la célula, en el cual todos los elementos, como la envoltura nuclear, el RE, la membrana celular y el aparato de Golgi, se encuentran conectados unos a otros sin delimitaciones definidas.

Las **mitocondrias** son organelos esféricos o con forma de habano (Fig. 4.4b) particularmente prominentes en células con gran actividad metabólica (Cap. 5). Su nombre se debe a su aspecto filiforme (del griego *mitos*, "hilo") al observarlos con el microscopio. Las mitocondrias tienen doble pared: una membrana exterior lisa que representa los límites externos y una membrana interna sumamente plegada. Los pliegues o **crestas** se proyectan hacia el interior del organelo y poseen una variedad de enzimas embebidas en su estructura. Estas enzimas participan en la degradación sistemática de moléculas

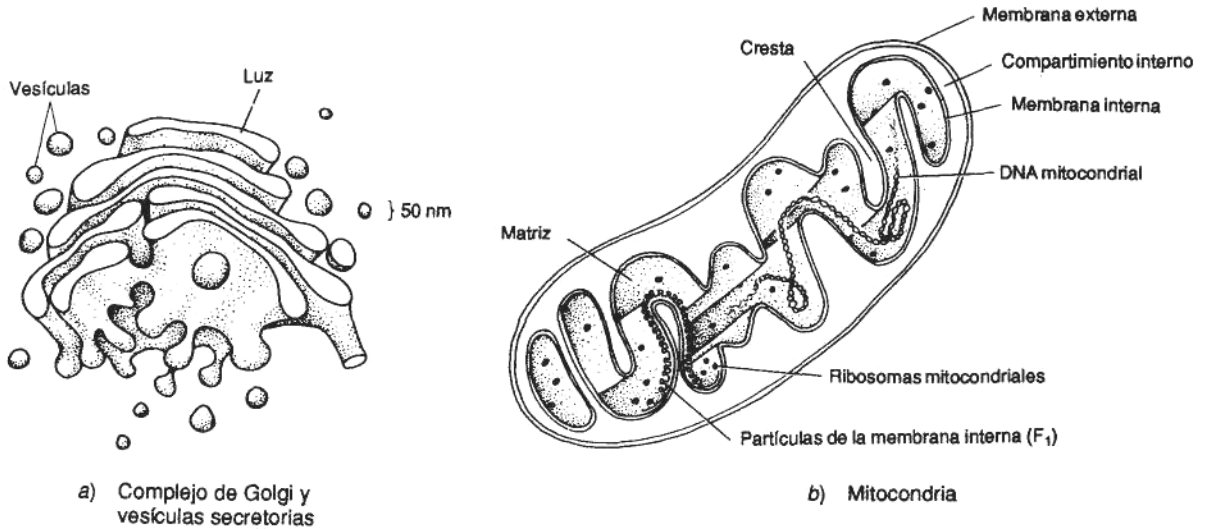


Fig. 4.4

orgánicas para producir la energía que la célula necesita. Al igual que los cloroplastos de las plantas, las mitocondrias tienen su propio DNA y sus propios ribosomas; es decir, se multiplican independientemente del resto de la célula y al parecer controlan la síntesis de sus propias membranas.

Los **lisosomas** se asemejan por su forma a las mitocondrias, pero son más pequeños y tienen una sola membrana delimitante. Contienen enzimas tan poderosas que, de no estar encerradas dentro de la membrana lisosómica impermeable, digerirían los componentes celulares. Las enzimas quedan libres al romperse esta membrana. Los lisosomas participan en la digestión intracelular y quizá también sean importantes para la destrucción de ciertas estructuras durante el proceso de desarrollo. Durante la metamorfosis de la rana, las enzimas lisosomales ayudan a destruir las estructuras del renacuajo que ya no serán útiles en la fase madura. Luego, las materias primas resultantes de la degradación de estructuras como la cola se usan para la formación de órganos más maduros. Asimismo, los lisosomas participan en enfermedades autoinmunes como la artritis reumatoide.

Los **peroxisomas** se parecen a los lisosomas, excepto que las enzimas de los peroxisomas tienen funciones oxidativas. Estos últimos intervienen en la desaminación oxidativa de los aminoácidos, reacción indispensable para la conversión de proteínas en otros tipos de compuestos.

Los **flagelos y cilios** (Fig. 4.5) son estructuras piliformes ancladas por uno de sus extremos y capaces de ejecutar diversos movimientos con su extremo libre. Están forrados por una membrana continua con la

membrana celular. Gracias a sus movimientos coordinados, desempeñan un importante papel en la locomoción celular.

EJEMPLO 2 El espermatozoide humano posee un activo flagelo en su extremo posterior. La energía necesaria para esta actividad flagelar se genera en la porción media de este gameto, en la cual abundan las mitocondrias y en la que el flagelo está anclado. El cargamento útil del espermatozoide, su núcleo anterior, es propulsado por el flagelo a lo largo del aparato reproductor femenino, en cuyo oviducto fecundará finalmente el óvulo. Si el espermatozoide no tiene suficiente movilidad, quizá no pueda realizar la fecundación.

Puede decirse que los flagelos y los cilios representan una misma clase de organelo: si las estructuras son pocas y relativamente largas se consideran flagelos; pero si son cortas y numerosas se denominan cilios.

Cilios y flagelos deben su movilidad a estructuras llamadas **microtúbulos**. Como su nombre lo indica, son estructuras cilíndricas largas y huecas; constan de dos subunidades proteínicas llamadas **α -tubulina** y **β -tubulina**, que se combinan para formar la unidad básica del microtúbulo. Estos pares unitarios se apilan extremo con extremo para formar un largo hilo denominado protofilamento. Trece de estos protofilamentos están dispuestos unos al lado de otros, en sentido paralelo, formando un círculo, algo así como los postes de una valla circular, con lo cual se integra el microtúbulo (Fig. 4.56).

Los cilios y flagelos de los eucariotes contienen un círculo externo de nueve pares de microtúbulos en torno a un eje central de dos microtúbulos. Justo por debajo de

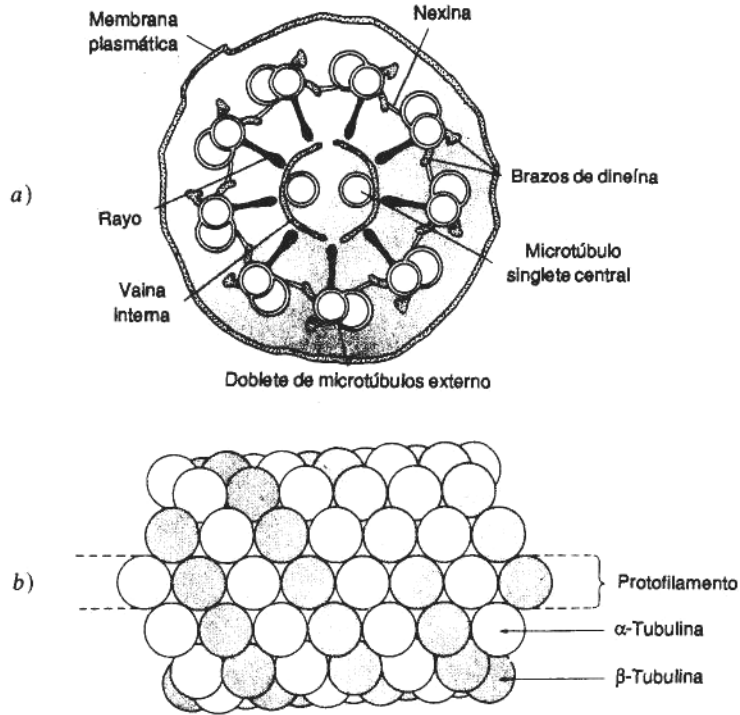


Fig. 4.5

la superficie de la célula se encuentra un **cuerpo basal** en el que está anclado el flagelo o cilio. Su estructura fundamental es similar a la de estos últimos, salvo porque su estructura periférica consta de nueve microtúbulos triples o **tripletes** sin el par central de microtúbulos (Fig. 4.6). Cada doblete de microtúbulos de los flagelos o de los cilios es la prolongación de un tríplete de cuerpos basales.

En muchas células eucarióticas los **centríolos** parecen un par de varillas cilíndricas. Están situados justo encima de la membrana del núcleo y, dado que sus ejes longitudinales son perpendiculares entre sí, forman una cruz. La estructura microtubular del centrólo es idéntica a la del cuerpo basal y quizá tuvo origen en cuerpos basales primitivos durante la evolución celular. Los centríolos

intervienen probablemente en la formación del huso acromático, una estructura esencial en la mitosis y la meiosis (Cap. 8).

El **citoesqueleto**, que desempeña funciones relacionadas con el movimiento y el sostén celulares, consta de tres tipos de proteínas —microtúbulos, microfilamentos y filamentos intermedios— junto con varias proteínas auxiliares. Los microtúbulos, aparte de ser elementos integrantes de los cilios, de los cuerpos basales y del huso acromático, forman una red estructural en torno a la periferia de muchos protozoarios. Los **microfilamentos** están formados por la proteína **actina**. La subunidad de actina se polimeriza formando una larga hebra; luego, dos de las hebras se unen a modo de doble hélice para integrar el microfilamento. Los microfilamentos están

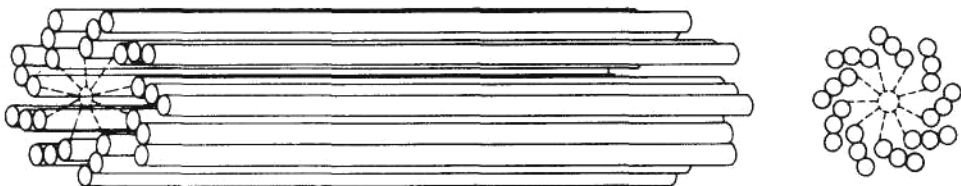


Fig. 4.6

dispuestos a modo de rayos por todo el citoplasma y de esa manera mantienen la forma de la célula. En combinación con la proteína **miosina** forman los filamentos desliantes que intervienen en la contracción muscular y en los cambios de la forma celular. Los **filamentos Intermedios**, así llamados porque su diámetro es intermedio en comparación con el de los otros dos filamentos estructurales, son más duraderos que estos y se localizan, por ejemplo, formando las densas retículas que proporcionan resistencia tensional a las capas de tejido epitelial.

Las **vacuolas** son regiones transparentes y bien definidas del interior de la célula que contienen agua y materiales disueltos. Funcionan como depósitos de líquidos y sales que, de otra manera, podrían interferir con los procesos metabólicos que ocurren en el citoplasma. La membrana que rodea a la vacuola se conoce como **tonoplasto**. Muchos protozoarios tienen una vacuola contráctil que se contrae periódicamente para expulsar de la célula líquidos y sales. A los organismos que viven en agua dulce esta estructura les es útil para impedir la acumulación de líquidos. En diversas células existen vacuolas que contienen enzimas digestivas y que se forman alrededor de partículas alimenticias ingeridas. Una de las peculiaridades más notables de las células de muchas plantas es una enorme vacuola central; dicha vacuola, al hincharse, ejerce presión contra la rígida pared celular, proporcionando así a la célula un alto grado de firmeza o **turgencia**.

En casi todas las células vegetales se observa una variedad de diminutos sacos delimitados por membranas y que contienen pigmentos o bien almacenan almidón. Estos organelos se denominan **plástidos** o **plastos**. Los cloroplastos pertenecen a este grupo. Los plástidos se mueven pasivamente junto con el citoplasma, que fluye dentro de toda célula vegetal sana.

El **núcleo** es un cuerpo redondo u ovalado, situado cerca del centro de la célula. Está cubierto por una doble membrana, llamada membrana o cubierta nuclear. Dichas membranas se fusionan en ciertas zonas y ahí se forman poros (orificios) que sirven como salida directa para ciertas sustancias del núcleo. Dado que la membrana externa de la cubierta nuclear es continua con el retículo endoplásmico, es probable que los poros permitan en realidad el paso de materiales del interior del núcleo hacia los conductos del retículo endoplásmico.

Dentro del núcleo pueden observarse uno o más **nucléolos**. Son densos corpúsculos que contienen las subunidades de los ribosomas, los organelos citoplásmicos relacionados con la síntesis de proteínas. El nucléolo se encarga de la formación y síntesis de ribosomas. Por lo común está unido a un cromosoma específico en el núcleo. Cada **cromosoma** existe en forma de un diminuto bastoncito o filamento individual durante toda la vida de la célula, pero en la célula en reposo (que no está en división) los cromosomas se ven como una sola red

de finísimos hilos. El material genético de la célula se encuentra en los cromosomas.

4.4 CÉLULAS VEGETALES Y ANIMALES: ORGANIZACIÓN TISULAR

Todos los animales y plantas poseen células eucarióticas, pero existen varias diferencias significativas entre las células de los organismos de uno y otro reino (Fig. 4.1a y b). Las células vegetales casi siempre tienen una pared celular extracelular de celulosa. Las células animales no poseen pared celular. Los hongos y bacterias sí la tienen, mas no de celulosa. Los plástidos son elementos característicos de la mayor parte de las células vegetales, pero no están presentes en las células animales. Las vacuolas tienen una función primordial en las células vegetales, pero en las animales son mucho menos importantes o bien están ausentes. En tanto que las células animales invariablemente cuentan con un par de centriolos situados muy cerca del núcleo, por lo regular las células vegetales carecen de ellos. Como se explica en el capítulo 8, las plantas difieren marcadamente de los animales en detalles específicos del proceso de división celular o mitosis, aunque los aspectos generales de esta función reproductiva son similares en ambos grupos.

Tanto en las plantas como en los animales, grupos de células similares se organizan en forma de capas o haces laxos llamados **tejidos**. Estos desempeñan actividades específicas. A su vez, diversos tejidos están dispuestos integrando estructuras individuales de forma bien definida conocidos como **órganos**. Los órganos realizan funciones específicas en el organismo; por ejemplo, el riñón es un órgano que remueve los desechos de la sangre y los excreta como orina. Asimismo, los órganos pueden asociarse y constituir un **sistema** o **aparato** orgánico, un complejo que lleva a cabo cierta función global. Así, estómago, boca, intestinos, etc. forman el aparato digestivo de los animales. La secuencia célula -> tejido -> órgano -> sistema orgánico -> organismo representa una estructura jerárquica en la que los niveles superiores resumen los procesos derivados de sus niveles inferiores.

TEJIDOS VEGETALES

En un sistema de clasificación de las plantas superiores los tejidos vegetales se dividen en **meristemáticos y permanentes** (diferenciados). El tejido meristemático, que se encuentra en las puntas en crecimiento de raíces y tallos, así como en la periferia de estos últimos, tiene células indiferenciadas, pequeñas, compactas y repletas de citoplasma metabólicamente activo.

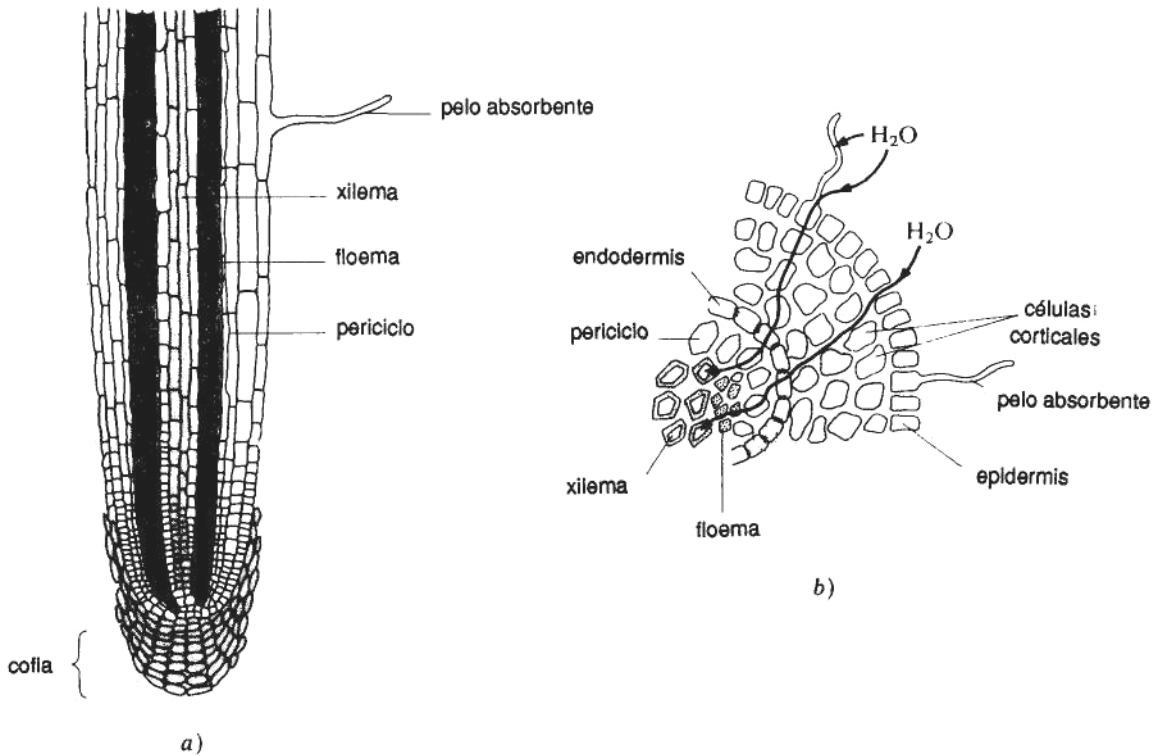


Fig. 4.7

En un esquema de clasificación, el tejido permanente se subdivide en **tejidos de recubrimiento, tejidos fundamentales y tejidos vasculares**. El tejido de recubrimiento comúnmente es la **epidermis**, una capa de células de pared delgada y con enormes vacuolas. Algunas capas epidérmicas secretan una gruesa cutícula de cera para evitar que la planta sufra pérdida de agua. En plantas perennes viejas, la superficie de las raíces y de los tallos está formada por **peridermo**, tejido constituido por numerosas capas de células suberosas impermeables.

Los tejidos fundamentales se localizan en el interior de la planta. El más común de ellos es el **parénquima**, formado por células de pared delgada, activas en la fotosíntesis y dispuestas de manera muy difusa. El **colénquima** está integrado por células con engrosamientos irregulares. El **esclerénquima**, una capa fibrosa formada por células de pared gruesa que proporcionan apoyo estructural a la planta, también se encuentra en la capa dura de la cáscara de muchas semillas o huesos de frutos.

Los principales tejidos vasculares de las plantas son el **xilema** y el **floema** (Fig. 4.7). El xilema actúa como un pasaje ininterrumpido para el transporte de agua y solutos, fundamentalmente en sentido ascendente. Dos tipos de células relacionadas con el xilema son los **vasos** y las **traqueidas**. Dichas células están organizadas en haces y, al madurar, pierden su parte viva. De esta manera, las paredes celulares sirven como recipientes tubulares que transportan líquidos y dan apoyo estructural a la planta. La madera consta principalmente de vasos y traqueidas xilemáticos, muchos de los cuales se obturan y ya no sirven para el transporte de líquidos.

El **floema** participa en el transporte de carbohidratos, aminoácidos, oligopéptidos (es decir, péptidos que tienen menos de 10 aminoácidos; *oligo* significa "poco") y varios lípidos. A diferencia del xilema, éste permanece vivo mientras ejecuta sus funciones de transporte, si bien algunos de sus tipos celulares pierden sus núcleos.

Estos tres tipos principales de tejidos son exclusivos de las plantas terrestres superiores y en ellos no es

evidente una organización jerárquica de formación de órganos y sistemas.

TEJIDOS ANIMALES

Los tejidos animales son de cuatro tipos principales (Fig.4.8):

1. Epitelial (tejido de recubrimiento)
2. Conectivo (tejido de conexión y sostén)
3. Nervioso (tejido de conducción)
4. Muscular (tejido contráctil)

El **tejido epitelial** está formado por células densamente aglomeradas que recubren las superficies del cuerpo. A menudo funcionan como barrera, regulando la absorción de materiales o brindando protección contra la deshidratación, el frío, las invasiones microbianas, etc. La piel, por ejemplo, está constituida principalmente por este tejido; el aparato digestivo y las otras cavidades del cuerpo, así como los conductos y vasos sanguíneos, también están recubiertos por él. Por lo general, los tres tipos de células que constituyen al tejido epitelial (las **células escamosas**, planas y delgadas, las **células cuboidales** y las **células columnares**) tienen uno de sus extremos anclado en una **membrana basal** fibrosa, en tanto que el otro extremo varía según su función.

Existen varios tipos de **tejido conectivo**, pero todos se caracterizan por la matriz extracelular en la que están embebidas sus células. Por ejemplo, el hueso consta principalmente de una matriz extracelular y de relativamente pocas células óseas, las cuales residen en **lagunas** (espacios hucos) de la sólida matriz. Otras formas de tejido conectivo son la **sangre**, los **cartílagos** (por ejemplo el flexible pero duro material que soporta el pabellón del oído) y los diversos tipos de fibras de soporte, que imparten resistencia y en ocasiones elasticidad al cuerpo y que frecuentemente conectan tejidos (por ejemplo, los tendones que sujetan el músculo al hueso).

El **tejido nervioso** consta de **neuronas** (células nerviosas), algunas de las cuales pueden tener hasta un metro de largo. Los impulsos nerviosos que *parten* del soma de la neurona corren a lo largo de su **axón**, pero los que *llegan* a ella corren por una de sus **dendritas**. Las **neuronas sensoriales** están sumamente especializadas para responder a estímulos específicos (tacto, sonido, olor, etc.) Las **neuronas motoras** se encargan de suscitar la respuesta muscular y se coordinan con las neuronas sensoriales a través de las **neuronas de asociación**. El tejido nervioso se localiza en todo el cuerpo, pero sobre todo en el encéfalo y en la médula espinal.

El **tejido muscular** es un tejido contráctil que comprende tres tipos: músculo **esquelético** o **estriado**, que ejecuta el movimiento voluntario; el **músculo liso**, que efectúa la mayor parte de los movimientos involuntarios, por ejemplo los movimientos peristálticos del

aparato digestivo; y el **músculo cardiaco**, que conforma el músculo del corazón.

La organización de los tejidos en órganos y en sistemas orgánicos es muy evidente observable en casi todos los grupos animales.

4.5 DIMENSIONES CELULARES Y SUS LIMITACIONES

Con pocas excepciones, las células son muy pequeñas y rara vez exceden las dimensiones microscópicas. Esto es particularmente notorio en las células con tasas metabólicas elevadas. Las necesidades celulares de oxígeno y alimento se satisfacen mediante el paso de esas sustancias desde el exterior, a través de la membrana superficial, hacia el interior de ellas. Sin embargo, como sucede en todas las esferas, conforme aumenta el radio de la célula su contenido (volumen) crece proporcionalmente al **cubo** del radio, mientras que su área superficial se incrementa apenas al **cuadrado** del radio. Por consiguiente, la capacidad superficial de paso de materiales a través de la membrana se incrementa al cuadrado del radio, pero las necesidades de la célula crecen al cubo del radio. De este modo, las dimensiones celulares llegan a un punto en el que la superficie es demasiado pequeña para sostener las necesidades metabólicas de un interior que crece con más rapidez.

Otro factor asociado con las dimensiones celulares es la necesidad de que el núcleo mantenga el control de las actividades celulares. Conforme aumenta el tamaño de la célula, las partes distantes respecto al núcleo central se alejan de éste aún más. Esto dificulta al núcleo la integración de las funciones celulares. En células voluminosas se requiere más tiempo para el paso de materiales de una región a otra del citoplasma, lo que hace aún más lenta la integración de las respuestas.

4.6 MOVIMIENTO HACIA EL INTERIOR Y EL EXTERIOR DE LA CÉLULA

La propiedad de las membranas que permite el movimiento de sustancias a través de su superficie se denomina **permeabilidad**. El medio celular interno se conserva gracias a la permeabilidad selectiva de la membrana. Según sus gradientes de concentración, muchos materiales atraviesan la membrana. Hace tiempo se suponía que la membrana desempeñaba una función pasiva en cuanto a la entrada y salida de solutos y agua en la célula mediante difusión y osmosis. Ahora se sabe que en la membrana existe una variedad de mecanismos que inician o aceleran el proceso de transporte. Si el movimiento de moléculas a través de la membrana ocurre

en favor del gradiente de concentración y no hay gasto de energía, el transporte es **pasivo**. Si el flujo se realiza en contra del gradiente de concentración y requiere el gasto de energía, entonces se habla de **transporte activo**.

Es probable que diversos materiales no lipídicos, como el Na^+ y el K^+ , atraviesen la membrana a través de **conductos** o poros especiales. Estos conductos pueden ser transitorios o relativamente permanentes y se supone que facilitan el paso de ciertas moléculas o iones,

seleccionadas según su diámetro, carga o capacidad de formación de enlaces débiles con alguno de los constituyentes del conducto. Los conductos que tienden a ser permanentes pueden existir en condición "abierta" o "cerrada", según el estado de su "compuerta" proteínica; estas compuertas constituyen un mecanismo que permite alterar la permeabilidad cuando hay un cambio en las condiciones ambientales.

Hay toda una variedad de componentes de la membrana que funcionan como **portadores**. En los sistemas

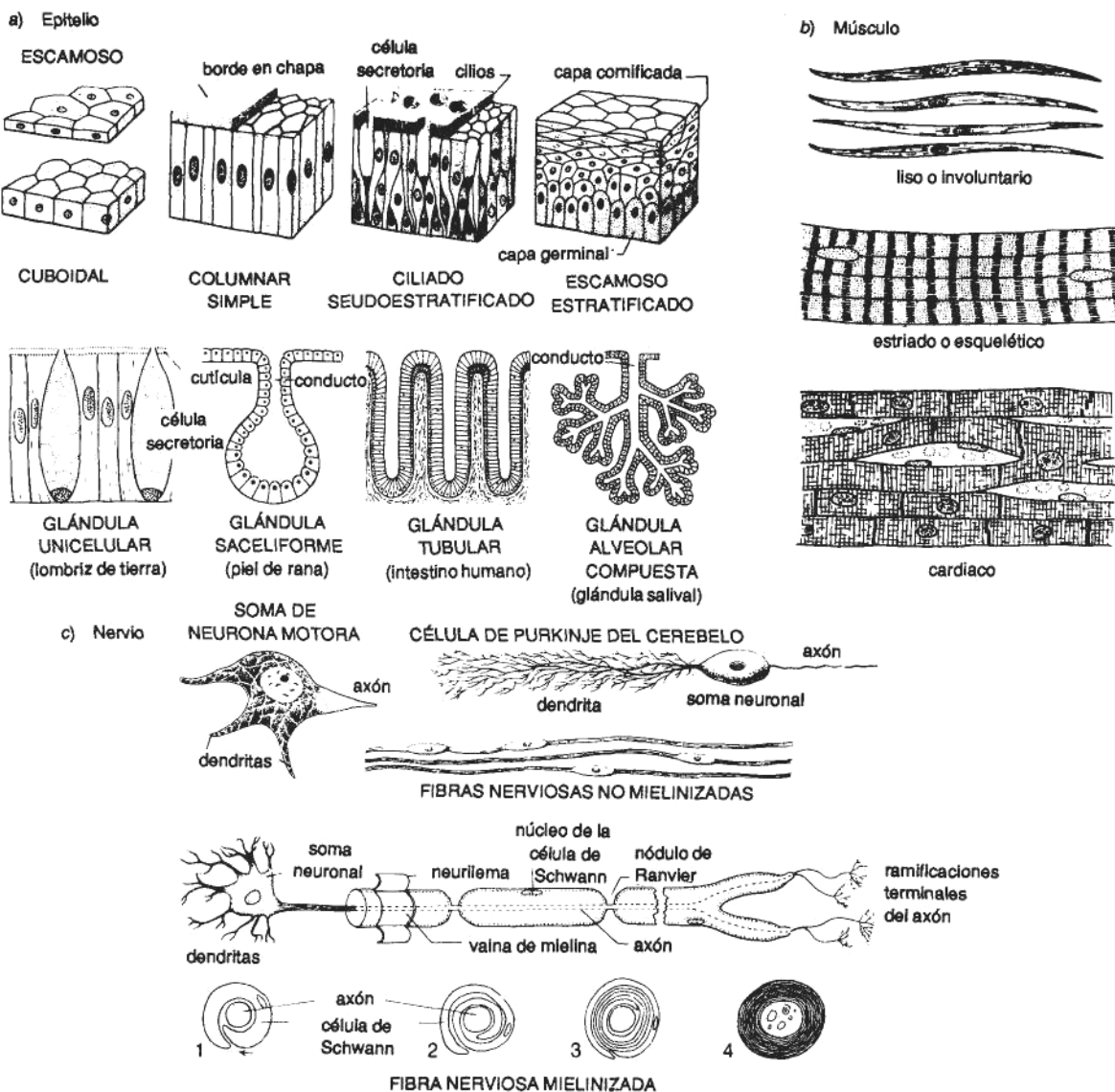


Fig. 4.8 continúa

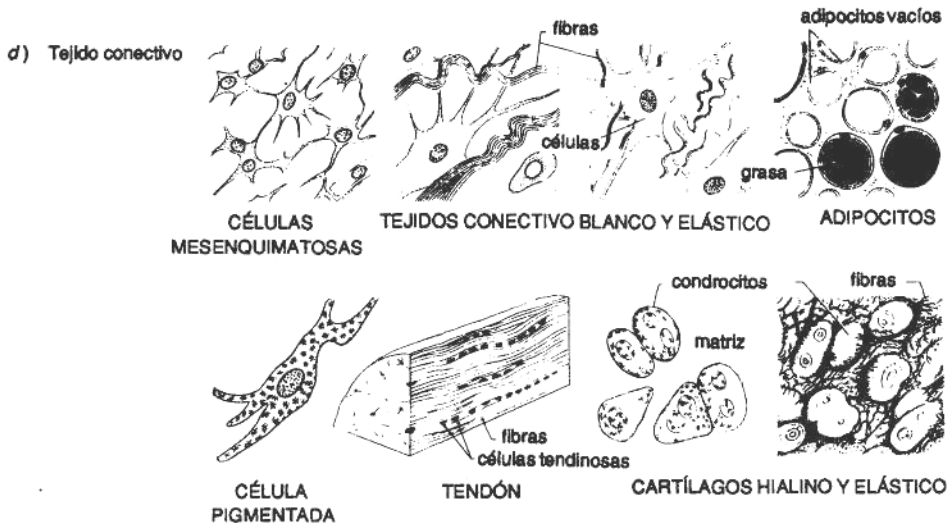


Fig. 4.8 continuación

de **transporte facilitado**, los portadores se combinan con pequeñas moléculas o iones que abundan en una superficie de la membrana y forman con ellas un complejo; después, este complejo se desplaza en favor de su gradiente de concentración hasta la otra superficie, donde los portadores liberan la molécula transportada. En los sistemas de **transporte activo** el sistema portador puede ser una enzima (permeasa) que sufre cambios en su conformación al combinarse con la molécula transportada, pero recupera su forma original al descargarla. Sin embargo, a diferencia de los portadores del transporte facilitado, este complejo puede desplazarse *en contra* de los gradientes de concentración de la sustancia. La enzima ATPasa ha sido señalada como portador enzimático en el transporte de Na^+ y K^+ a través de la membrana.

Los portadores específicos para el transporte de iones se conocen como **ionóforos**.

EJEMPLO 3 El antibiótico valinomicina nos ofrece un ejemplo didáctico de la acción de los ionóforos. Esta molécula orgánica se combina con K^+ y o Na^+ para formar un pequeño círculo con una región polar interior y un anillo hidrofobia exterior. Esta configuración genera un punto de apoyo interno para el ion, mientras que el complejo en su totalidad atraviesa fácilmente la región hidrofóbica de la membrana.

Por lo general, las sustancias de dimensiones **macromoleculares** no penetran la membrana. Sin

embargo, la célula puede introducir partículas voluminosas mediante un fenómeno de transporte masivo llamado **endocitosis**. Tales partículas se fijan a receptores especializados presentes en la membrana. Primero, el complejo membrana-partícula se alarga e invagina, luego se estrangula y desprende para formar vesículas en el citoplasma. El englobamiento superficial de estructuras voluminosas —por ejemplo bacterias— efectuado por los protozoarios y los leucocitos es un tipo de endocitosis denominada **fagocitosis** (Fig. 4.9a). La **pinocitosis** es una forma de endocitosis en la que las partículas son relativamente pequeñas; muescas minúsculas presentes en la superficie celular permiten el ingreso de las partículas y del líquido que las rodea, las cuales son acumuladas posteriormente en diminutas vacuolas o vesículas situadas en el extremo ciego de la muesca (Fig. 4.9b). Muchas de las vesículas resultantes de la pinocitosis presentan un recubrimiento hirsuto al empezar a formarse. Es probable que este recubrimiento, integrado por un conjunto sumamente ordenado de proteínas, participe en la interacción de las vesículas con otros componentes de la citoestructura.

En la **exocitosis**, las sustancias encerradas dentro de una vesícula membranosa son conducidas hacia la membrana superficial. Ahí, la vesícula se fusiona con ésta, reventándose para liberar en el exterior la partícula que encerraba. Asimismo, la exocitosis permite desalojar materiales de gran tamaño que la célula ya no necesita e inclusive las sustancias que produce para ser utilizadas en otras partes del organismo.

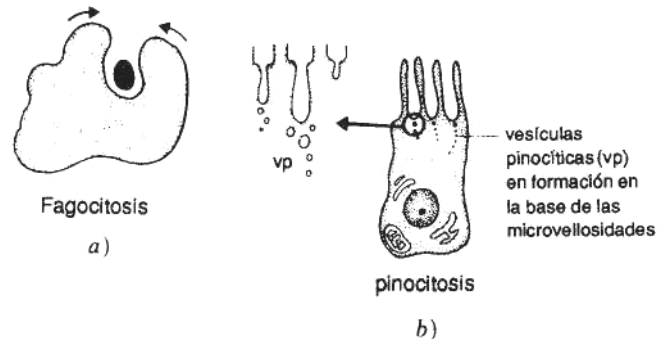


Fig. 4.9

Problemas resueltos

4.1 Describa la evolución de la teoría celular.

Robert Hooke fue el primer científico que describió la estructura celular. Él estudió delgados cortes de corcho y describió su estructura, semejante a celdillas, en un artículo publicado en 1665. La disposición tipo panal de estas celdillas le recordaban las pequeñísimas celdas de los monasterios, las cuales se llaman *ce//o/aen* latín.

Hooke no hubiera podido ver lo que en realidad eran las paredes celulares muertas de sus preparaciones de corcho de no haber sido por el **microscopio**, instrumento provisto de un sistema de lentes de aumento para revelar las características de objetos demasiado pequeños para ser observados a simple vista. Ya en el año 300 a.C. los griegos habían usado recipientes curvos de vidrio llenos de agua para aumentar la imagen de objetos cercanos, pero no fue sino hasta el siglo xvii cuando Antón van Leeuwenhoek perfeccionó el método de pulido de vidrio para fabricar lentes que pudieran ser usados efectivamente en microscopios muy sencillos.

En 1809, Lamarck aseveró que todos los seres vivos exhiben estructura celular. En 1824, Dutrochet afirmó categóricamente que todos los tejidos vivos están constituidos por minúsculas células globulares. Además, se percató de que el crecimiento de los organismos se debe a un aumento dimensional de las células existentes y a un incremento en el número de éstas. En 1831, Robert Brown describió el núcleo, que es un elemento característico de casi todas las células eucarióticas. En 1838, Schleiden publicó sus estudios sobre la estructura celular de las plantas; un año después, Schwann divulgó también sus descubrimientos paralelos acerca de la constitución celular del tejido animal. Estos dos científicos —Schleiden y Schwann—, debido a la claridad de su descripción y al vigor con el que lucharon por la aceptación de sus conceptos, han recibido el crédito del planteamiento de la teoría celular y la colocación de la célula en el centro de las investigaciones acerca de la

naturaleza de la vida. Cuando Rudolph Virchow declaró en 1858 que todas las células se derivan de otras preexistentes, la célula empezó a ser considerada como una cadena viva, continua en el tiempo, mediante la cual sería posible entender la vida.

4.2 Describa la evolución del microscopio a través del estudio de la estructura celular.

Es más fácil observar con un microscopio los componentes estructurales de la célula. En los primeros microscopios se empleaba la luz que pasaba a través de cortes extremadamente delgados del material celular. Estos cortes se fijaban primero con sustancias como el formaldehído, el cual estabiliza los componentes de la célula. Después se les aplicaban colorantes apropiados para volver visibles ciertos organelos. Sin embargo, las células morían en este proceso de preparación. Más adelante, con la invención de los microscopios de **Interferencia** y de **contraste de fases**, la materia viva pudo ser estudiada por primera vez sin necesidad de fijarla y colorearla. El funcionamiento de estos microscopios se basa en el hecho de que la luz que pasa a través de materiales de diferentes densidades puede ser alterada mediante dispositivos especiales que aumentan el contraste entre estructuras adyacentes. En los microscopios de **polarización** se utiliza un haz de luz polarizada (cuyas ondas se mueven en un solo plano en lugar de hacerlo en todas direcciones) para distinguir las áreas de la célula en las que existe una alineación uniforme de las partes constituyentes.

Quizá el **microscopio electrónico** sea el más fructífero en lo referente al estudio de la organización celular. En este aparato se emplea un haz de electrones en vez de luz. Sin embargo, la amplificación no aclara las imágenes; la mayor amplificación sólo es efectiva si también aumenta la **resolución**. El uso de electrones permite una resolución (separación de partículas aledañas) 1000 veces mayor que la del

microscopio óptico. De esta manera, con el microscopio electrónico pueden verse claramente dos puntos cuya separación es apenas de 0.2 nm.

Para este microscopio se requiere una cámara de vacío, pues los haces de electrones se disipan en el aire. La imagen ampliada por el haz electrónico se ve en una pantalla fluorescente, aunque también puede ser registrada de modo permanente en una placa fotográfica. La preparación de especímenes para microscopía electrónica es más tediosa y requiere mayor cuidado la de muestras para microscopía óptica.

Una nueva generación de microscopios electrónicos, representada por el microscopio electrónico de barrido o MEB (también SEM, del inglés *scanning electron microscope*), escudriña la superficie de preparaciones opacas y genera una imagen del patrón de dispersión resultante. Algunos investigadores emplean haces electrónicos de alta energía para pene-trar cortes de material más gruesos, ya que este tipo de corte puede ser más representativo de la verdadera estructura celular que los cortes muy delgados.

- 4.3 En la **centrifugación**, una solución heterogénea es expuesta a una fuerza centrífuga haciéndola girar a gran velocidad y, de ese modo, sus constituyentes se segregan conforme a sus densidades relativas. ¿Cómo y por qué se ha empleado esta técnica en el estudio de la célula?

El primer paso consiste en romper y dispersar las células en un líquido para producir un **homogenado**. El homogenado contiene todas las partes de la célula intacta, pero dispersas. La subsecuente centrifugación secuencial del homogenado produce **fracciones** que contienen organelos específicos o sus partes, los cuales pueden ser estudiados y sometidos a pruebas. Si se aplica una fuerza centrífuga relativamente baja, el sedimento que se acumula contiene sobre todo núcleos, células enteras y otros fragmentos grandes y densos. Enseguida, la centrifugación a mayor velocidad separa las mitocondrias y los lisosomas. Por último, las velocidades extremadamente altas producen un conglomerado en el que abunda un complejo de ribosomas y retículos endoplásmicos (microsomos). El líquido sobrenadante del homogenado contiene una variedad de moléculas solubles y estructuras diversas de baja densidad. Las diferentes fracciones pueden ser sometidas a pruebas bioquímicas, se colorean para detectar actividad enzimática o bien se observan con el microscopio óptico o el electrónico. En particular, las moléculas trazadoras radiactivas son muy útiles para esclarecer las funciones de muchas de estas fracciones.

- 4.4 Describa la hipótesis de la membrana unitaria.

La hipótesis de la membrana unitaria de J. D. Robertson se basó en micrografías electrónicas de eritrocitos y de la vaina externa de mielina que rodea las fibras nerviosas de todos los vertebrados. Esta

vaina se forma gracias a que las células de Schwann crecen envolviendo al axón. Las micrografías sugieren que la membrana posee una estructura trilaminar (tricapa), en la cual dos capas electrodenudas envuelven una capa más ancha pero menos densa, algo así como dos rebanadas de pan que encierran la capa interna de queso en un emparedado. Se planteó la hipótesis de que las densas capas externas ("pan") son proteínicas, mientras que la ligera capa interna fue descrita como una bicapa lipídica. Esta capa de lípidos estaría formada básicamente, según se piensa, por fosfolípidos con algo de colesterol.

El modelo de la membrana celular de Robertson parece apoyar una hipótesis previa sobre la estructura de la membrana, planteada en 1940 por J. F. Danielli en Londres. Este investigador supuso que las características de permeabilidad de los glóbulos rojos y de otros tipos de células corresponden a una membrana que contiene una doble capa lipídica rodeada por una capa proteínica interna y otra externa. Además, Danielli sugirió que la doble capa lipídica debería estar orientada de tal modo que los extremos polares externos de cada capa de fosfolípidos se dirigieran hacia las superficies proteínicas interna o externa, mientras que los extremos apolares internos de ambas capas de fosfolípidos quedarían juntos. La membrana también ostar (a través de canales no lipídicos, dispersos al azar en toda su estructura. En muchos aspectos, las interpretaciones de las micrografías electrónicas de Robertson son congruentes con el modelo teórico planteado por Danielli; esto se tradujo en la aceptación general de la hipótesis de la membrana unitaria como modelo fundamental de todas las estructuras membranosas de la célula.

- 4.5 Describa el modelo del mosaico fluido.

A finales de la década de 1960 se habían acumulado pruebas de que la hipótesis de la membrana unitaria no explicaba de manera adecuada la naturaleza dinámica de las proteínas de la membrana, aunque era claramente armónica con la distribución conocida de los lípidos de la membrana. En 1972, Singer y Nicholson plantearon una nueva hipótesis sobre la estructura de la membrana. Ésta recibió el nombre de modelo del mosaico fluido y describe la membrana como una doble capa de fosfolípidos fluidos dentro de la cual las proteínas están insertas de diversas maneras (mosaico) en vez de mantenerse en forma de una capa ininterrumpida. Las proteínas asociadas con las caras exterior o interior del mosaico lipídico se denominan proteínas **extrínsecas**. Éstas varían mucho de una membrana a otra e inclusive pueden estar ausentes. Las proteínas localizadas en la bicapa lipídica se llaman **intrínsecas** y pueden estar totalmente confinadas dentro de la bicapa lipídica o bien asoman en la superficie interior o exterior. En algunos casos, ciertas proteínas intrínsecas de grandes dimensiones atraviesan la membrana y asoman en ambas superficies. Las proteínas situadas dentro de la matriz lipídica son ricas en aminoácidos

hidrofóbicos, los cuales permiten la máxima interacción entre estas proteínas y su medio circundante; por otra parte, las proteínas extrínsecas tienen abundantes grupos hidrofílicos, los que promueven la interacción con el agua circundante y con los iones que contenga. En muchos casos, proteínas individuales asociadas con la membrana se tuercen y pliegan de tal manera que sus segmentos hidrofóbicos permanecen embebidos en la matriz lipídica, en tanto que sus porciones cargadas o hidrofílicas asoman en la superficie, penetrando en el medio acuoso que las rodea.

Dentro de la membrana, las proteínas individuales pueden interactuar para formar unidades complejas; por ejemplo, un canal o poro. El enlace de proteínas dentro de la membrana puede dar cierta estabilidad al ordenamiento proteínico, condición necesaria para garantizar la continuidad funcional de la membrana. La capa fosfolipídica fluida tiene cierta libertad de movimiento en sentido paralelo al plano de la membrana, ya que en general las moléculas lipídicas se mantienen unidas gracias a la acción de fuerzas débiles y no a enlaces covalentes. No obstante, tanto el colesterol como las proteínas intrínsecas pueden inhibir dicho movimiento dentro de la membrana e imponer cierto grado de rigidez.

Aunque estudios recientes de microscopía electrónica parecen confirmar las predicciones del modelo del mosaico fluido, la hipótesis de la membrana unitaria ha sido de gran utilidad para orientar los estudios acerca de la membrana, por esta razón no debe ser considerada como un paso en falso en nuestra comprensión, cada vez mayor, de la estructura de la membrana. El propio modelo del mosaico fluido puede llegar a ser sustituido por otro concepto más acertado en un futuro próximo.

4.6 ¿Las membranas plasmáticas son los límites más externos de todas las células?

No, en muchas células la membrana plasmática se encuentra encerrada en una cubierta externa de materia inanimada que le confiere cierta rigidez. Esta cubierta rígida, aunque no afecta la permeabilidad de la membrana, proporciona considerable protección a la célula, especialmente en soluciones diluidas en las que ésta podría absorber agua e hincharse. Se le conoce como **pared celular** y se observa en las células vegetales, las hifas de los hongos y las bacterias. En todas las células de las plantas la pared está formada por celulosa (Cap. 3). Esta última es el principal componente de la madera y de otros productos vegetales comercialmente útiles. En los hongos la pared es de **quitina**, un carbohidrato complejo rico en azúcares aminados. Las paredes celulares bacterianas también están integradas por carbohidratos complejos, aunque existe una variación considerable en la constitución química de estas cadenas mixtas de polisacáridos y aminoácidos en las diferentes cepas bacterianas.

En casi todas las células animales existe una capa de carbohidratos situada fuera de la membrana plasmática, pero no hay una capa separable. Dicha cubierta, conocida como **glicocáliz**, está íntimamente asociada con la membrana. Por lo común, los propios carbohidratos son cadenas cortas que se enlazan de modo covalente con los lípidos o con las proteínas de la membrana para producir una delgada cubierta celular aterciopelada. El glicocáliz contiene receptores para diversas sustancias con las que la célula puede interactuar. En los seres humanos, los tipos sanguíneos se basan en las propiedades antigénicas del glicocáliz de los glóbulos rojos. En muchas células, los sitios que permiten que el sistema inmune del organismo las identifique como "propias" o "extrañas" también se localizan en el glicocáliz. Así, al considerar la posibilidad de que un tejido u órgano trasplantados sean rechazados, el punto clave son las glicoproteínas formadas en el glicocáliz. En conjunto, las principales glicoproteínas de ese tipo se denominan **antígenos principales de histocompatibilidad**, los cuales son codificados por un grupo de genes denominado **complejo principal de histocompatibilidad** o CPH (también MHC, del inglés *major histocompatibility complex*).

En muchas células hay estructuras especiales que las mantienen firmemente unidas entre sí. Dichas estructuras, que por lo regular están asociadas al tejido epitelial, son las **uniones intercelulares firmes**, en las que prácticamente no hay espacio intercelular, y los **desmosomas**, en los que sí es posible distinguir un espacio estrecho muy estratificado. Dichas estructuras también intervienen en el transporte de materiales de una célula a otra. Las células animales que participan en la absorción, por ejemplo las que recubren el intestino, a menudo poseen filamentos que se prolongan a partir de la membrana plasmática. Estos filamentos, en los que abundan los carbohidratos, se denominan **microvellosidades**. Su función es incrementar el área superficial de absorción de la célula y, además, pueden contener enzimas que intervienen en la digestión.

Otro tipo de cubierta extracelular está formada por las capas de polisacáridos que envuelven a los óvulos de muchas especies de vertebrados e invertebrados. Estas cubiertas, que casi siempre se adhieren al óvulo al pasar éste a lo largo del aparato reproductor, deben ser penetradas por el espermatozoide en el momento de la fecundación. Las enzimas vinculadas con el **acrosoma** presente en la cabeza de la mayoría de los espermatozoides les ayudan a llevar a cabo esa tarea. En muchos protistas se observa una película sumamente elástica que yace sobre la membrana plasmática, pero hasta el momento no se ha aclarado la función de esta estructura. La película de *Euglena* está formada por bandas flexibles de proteína.

4.7 Se cree que un sistema ininterrumpido de canales membranosos comunica al núcleo con la mem-

brana celular. Defina los principales organelos de este sistema.

En 1945, Keith Porter describió una red membranosa que se extiende por todo el citoplasma. Porter dio a ese organelo el nombre de retículo endoplásmico (RE). Esas membranas, aceptadas actualmente como una característica universal de las células eucarióticas, pueden verse en las micrografías electrónicas como pequeñísimos conductos, sacos aplastados o tubos paralelos dentro del citoplasma. Los conductos del RE son espacios llenos de líquido segregado del citosol, es decir, del líquido que se encuentra fuera del RE.

Los ribosomas son unos gránulos diminutos que están adheridos a la superficie externa de algunos segmentos del RE. Su función se relaciona con la síntesis de proteínas. El RE asociado con los ribosomas tiene aspecto rugoso y por ello se conoce como retículo endoplásmico rugoso (RER). Por otra parte, el RE que carece de ellos tiene aspecto liso, por lo que se le llama retículo endoplásmico liso (REL).

Los sacos paralelos y recubiertos por membrana que integran el complejo de Golgi están íntimamente relacionados al REL. Este complejo es similar por su estructura al REL, pero suele estar limitado a ciertas regiones específicas de la célula. Aunque este organelo fue descrito por Camilo Golgi desde 1898, durante mucho tiempo su existencia estuvo en tela de juicio pues algunos investigadores opinaban que se trataba de un error de preparación de las muestras. Gracias al microscopio electrónico, quedó confirmada la existencia de este organelo formado por pilas de sacos aplanados. También se demostró que este complejo se relaciona estrechamente con el proceso de secreción en muchas células.

4.8 Describa la interrelación funcional de los organelos de esta red membranosa.

La relación funcional entre estos organelos interconectados ya quedó claramente definida. Al parecer, los ribosomas libres del citosol participan en la síntesis de proteínas destinadas a operar dentro de él, especialmente enzimas sin membrana delimitante. Por otro lado, las proteínas sintetizadas con fines de secreción o para ser incorporadas a los organelos membranosos de la célula se encuentran en el interior del RER. Es muy probable la existencia de ciertas señales que dirigen las proteínas recién sintetizadas en su trayecto, desde los ribosomas (fijos al lado externo del RER) hasta la matriz líquida de los sacos del RER, a través de minúsculos conductos en la pared del retículo. Luego, la proteína es impulsada a través del RER hacia el REL y, desde ahí, hacia el complejo de Golgi colindante. La proteína transportada puede sufrir ciertas alteraciones dentro del RER o del REL, pero es en el complejo de Golgi donde ocurre la principal modificación. Por ejemplo, las proteínas se conjugan con otras moléculas o bien, al ser empacadas dentro de vesículas

secretorias membranosas, se aprestan para la secreción. Estas vesículas pueden fusionarse con la superficie de la célula por exocitosis, con la cual se expulsa el producto de secreción y, al mismo tiempo, se añade un fragmento de membrana nueva a la membrana plasmática ya existente.

Los constituyentes de todos estos organelos se encuentran en estado permanente de movimiento e intercambio. La capa externa de la doble membrana que rodea al núcleo es continua con la trama membranosa del retículo endoplásmico, de modo que existe una vía ininterrumpida que va desde el interior del núcleo, a través del citoplasma, hasta el exterior de la célula. Estos conductos membranosos no sólo constituyen un sistema de transporte único en el interior de la célula, sino que además multiplican el área superficial en la que enzimas clave pueden alterar la constitución química de las moléculas que pasan por ellos.

4.9 Compare los lisosomas con los peroxisomas.

Los lisosomas se conocen muy bien desde que los describió Christian de Duve a principios de la década de 1950. Son organelos pequeños, comúnmente ovalados, que contienen poderosas enzimas digestivas disueltas en un medio ácido. La membrana que rodea al lisosoma es sencilla y se encarga de mantener un alto grado de acidez interna. Es probable que las enzimas del lisosoma, potencialmente destructivas, sean sintetizadas por los ribosomas, los cuales se encargan también de llevarlas hasta el complejo de Golgi a través del retículo endoplásmico. En algunas células, los lisosomas parecen desprenderse del complejo de Golgi. Los lisosomas participan en la digestión celular. Se fusionan con otros corpúsculos del interior de la célula a fin de digerir diversos materiales. En los leucocitos en fagocitosis activa, por ejemplo los neutrófilos de los mamíferos, desintegran las bacterias y otros materiales extraños englobados por la célula. Asimismo, participan en la destrucción de células dañadas o no viables. Durante el desarrollo de la rana, la larga cola, que es una característica del renacuajo, es reabsorbida mediante la acción de los lisosomas y sus moléculas se emplean para formar las nuevas estructuras emergentes. En la glándula tiroidea, los lisosomas actúan sobre la tiroglobulina para producir la hormona activa tiroxina. Como es de esperar, las enzimas degradantes de los lisosomas operan mejor en un pH bajo (ácido).

Los peroxisomas, llamados originalmente microsomas, son pequeños organelos delimitados por una membrana sencilla que usualmente contienen una fina matriz granular. Estos organelos realizan una función importante en la fotorrespiración de las plantas (Cap. 6). Los peroxisomas que participan en el ciclo metabólico que da origen a la formación de glioxilato reciben el nombre de glioxisomas. Todos los peroxisomas estudiados hasta ahora contienen enzimas oxidantes, a diferencia de las enzimas hidrolíticas (digestivas) de los lisosomas. Por lo común, durante las oxidaciones se forma peróxido de

hidrógeno (H_2O_2), pero la enzima **catalasa** lo descompone rápidamente para evitar una peligrosa acumulación de peróxidos. Todavía no se aclaran por completo los mecanismos exactos de ensamblaje de los peroxisomas, aunque parecen estar estrechamente relacionados con el retículo endoplásmico.

- 4.10** El haz de microtúbulos del cilio (o flagelo) se denomina **axonema**. Compare el axonema con la disposición de los microtúbulos presentes en los cuerpos basales y en los centriolos.

Visto en corte transversal, el cilio está delimitado por una membrana (continua con la membrana celular) y dentro de su matriz citoplásmica hay nueve pares de microtúbulos fusionados, dispuestos en la periferia, y dos microtúbulos individuales en su centro. Esta disposición "9 + 2" parece ser una característica universal de los cilios y flagelos. El movimiento ciliar se origina aparentemente en el interior del propio cilio y quizás se basa en el deslizamiento de los túbulos.

El cuerpo basal en el que está anclado el cilio presenta una estructura seccional ligeramente distinta. En él se observan nueve **tripletes** de microtúbulos periféricos y no hay microtúbulos centrales. En cada triplete, el microtúbulo central está completo, pero los dos microtúbulos adyacentes comparten con él sus recubrimientos internos. El cilio (o flagelo) que parte del cuerpo basal es continuo con los elementos de esa estructura. Sin embargo, los dobletes de microtúbulos del cilio están formados por prolongaciones de dos de los tres microtúbulos de los tripletes del cuerpo basal. La estructura microtubular del cilio es controlada por el cuerpo basal. No obstante, es probable que los dos túbulos centrales aislados surjan de la punta del cilio, ya que no existe una contraparte central de microtúbulos en el cuerpo basal.

Los centriolos, ubicados justo por encima de la membrana nuclear en la mayoría de las células animales, poseen la misma estructura microtubular (9 + 0) que el cuerpo basal. Se tienen pruebas de que estas dos estructuras son intercambiables. En algunos espermatozoides, estructuras que originalmente son centriolos, emigran hacia la periferia y adoptan la función de cuerpos basales. En general, los centriolos están dispuestos por pares orientados en ángulo recto uno respecto al otro. Se encuentran embebidos en una región del citoplasma conocida como centrosoma, en la cual abundan los microtúbulos radiantes.

- 4.11** Al monómero actina se le adhieren monómeros (crece) con más rapidez por uno de sus extremos que por el otro. En el extremo más lento, los monómeros tienden a disociarse (desprenderse) más fácilmente. ¿Cómo puede contribuir esto a la locomoción celular?

Si las condiciones fisiológicas son apropiadas, puede alcanzarse un estado en el cual los monómeros nuevos se adhieren a un extremo con la misma cadencia

con la que se pierden en el otro extremo. Este fenómeno de síntesis y degradación se denomina **mollienda** y puede ocasionar movimientos laterales en dirección del extremo que crece, fenómeno parecido al avance de las orugas de un tanque de guerra. Entre los factores que contribuyen a la regulación de este proceso están: las concentraciones de Ca^{2+} , la disponibilidad de AMP cíclico u otros nucleótidos cíclicos, la fosforilación de proteínas y la concentración del monómero actina.

- 4.12** La hipótesis endosimbótica, expuesta de modo convincente por Lynn Margulis de Boston University, establece que ciertos organelos de las células eucarióticas tuvieron su origen como invasores procarióticos de precursores eucarióticos. ¿Qué organelos supone el lector que estén incluidos en esta hipótesis?

Las mitocondrias, los cloroplastos e inclusive los cuerpos basales exhiben características que son totalmente compatibles con esta opinión. Por ejemplo, las mitocondrias y los cloroplastos poseen su propio DNA y sus propios ribosomas. Ambas estructuras se reproducen independientemente del resto de la célula y, al parecer, también controlan la síntesis de sus membranas. Más aún, las características del DNA y de los ribosomas de estos organelos son muy similares a las de los procariotes actuales. Asimismo, la existencia de muchos organismos unicelulares que contienen procariotes fotosintéticos más pequeños dentro de su citoplasma da apoyo a esta teoría. Sin embargo, algunas enzimas mitocondriales están codificadas en la información genética de los cromosomas nucleares, por lo que la independencia de las mitocondrias es limitada. Pese a todo, parece haber consenso en favor de la hipótesis endosimbótica del origen de ciertos organelos.

- 4.13** ¿Por qué el núcleo de la mayoría de las células eucarióticas tiene una posición central?

El núcleo es el principal organelo participante en la reproducción celular. Asimismo, durante la vida de la célula el núcleo se encarga de dirigir la actividad metabólica de ésta y ayuda a darle su forma definitiva. Esta misma estructura envía continuamente instrucciones al citoplasma para la síntesis de proteínas clave; dichas instrucciones pasan principalmente a través de los conductos del retículo endoplásmico. Inclusive el material básico de los ribosomas sintetizadores de proteínas se produce en el nucléolo, se almacena en el núcleo y después pasa a los ribosomas.

Estas funciones tan vitales del núcleo sugieren que éste debe contar con el grado máximo de protección. Y el hecho de estar situado profundamente en el interior de la célula le brinda esa protección. Según se piensa, las células que adquirieron evolutivamente esa disposición están mejor adaptadas y tienen mayores probabilidades de sobrevivir.

4.14 ¿Por qué es más difícil clasificar los tejidos vegetales que los tejidos animales?

Los tejidos son conjuntos de células semejantes que desempeñan una actividad específica. Cada uno de los tejidos animales es marcadamente distinto; sin embargo, en las plantas la delimitación entre un tipo de tejido y otro tiende a ser difusa y un tejido puede llegar a convertirse en otro en el transcurso del desarrollo. Asimismo, las características estructurales, tan marcadas en las células animales, son muy indefinidas entre las células vegetales.

4.15 ¿En qué se diferencia el tejido conectivo de los otros tres tipos de tejidos de los animales?

Los tejidos muscular, nervioso y epitelial están caracterizados por las propiedades de las células que los integran. Así pues, los diversos tipos de tejido muscular pueden contraerse debido a las propiedades de contractilidad de sus fibras (células) esqueléticas, lisas y cardíacas. Las propiedades de recubrimiento que brindan los diferentes tipos de tejido epitelial se derivan igualmente de la estrecha aposición y la densa disposición de las capas de células epiteliales. Por otra parte, las neuronas, con sus largos axones y sus dendritas ramificadas, son la base de las propiedades conductoras del tejido nervioso.

En el tejido conectivo se observa una situación totalmente diferente. Las cualidades de este tejido no se deben a las células en sí, sino más bien al material extracelular que éstas producen. La diversidad de tipos de tejido conectivo excede considerablemente la que se observa en cada una de las otras clases de tejidos.

Al examinar esas variantes del tejido conectivo se vuelve manifiesta la importancia de sus componentes extracelulares. El **tejido vascular** se deriva de células y las contiene, pero en su mayor parte está integrado por líquidos extracelulares como el plasma y la linfa. En el **tejido elástico amarillo**, las fibras que le dan elasticidad se localizan fuera de las células. Pero son todavía más impresionantes las propiedades del **cartílago** y del **hueso**. En éste último, una red de células óseas se encuentra inmersa en una matriz de sólido material calcáreo secretado por ellas. Incluso en las células adiposas, su enorme glóbulo de aceite, rodeado por una delgada capa de citoplasma, puede considerarse como material inanimado externo a la porción viva de la célula.

4.16 ¿Cuál es la diferencia entre el nivel de organización orgánico de las plantas y el de los animales?

El nivel de organización orgánico está mucho menos definido en las plantas que en los animales. A lo sumo se distinguen raíces, tallos, hojas y estructuras reproductivas. Cada una de esas estructuras tiene funciones claramente delineadas, lo que es una característica distintiva de los órganos. Las **raíces** anclan la planta y le procuran agua y minerales. El **vástago** o **tallo** le da sostén, mientras que las **hojas**

son órganos dedicados principalmente a la síntesis de alimento. Las **flores** u otras estructuras reproductivas se encargan de producir descendencia para la siguiente generación.

En los animales, el desarrollo orgánico es mucho más complejo y definido. Los órganos son partes de sistemas y aparatos que realizan funciones globales. Por ejemplo, la excreción es llevada a cabo por los riñones, los uréteres, la vejiga urinaria y la uretra. El sistema nervioso consta del encéfalo, la médula espinal y una red de nervios periféricos. La complejidad y la definición de los sistemas orgánicos de los animales sirven de base a una variedad de funciones y actividades mucho mayor que la observada en las plantas.

4.17 ¿Qué problemas enfrenta una célula cuyas dimensiones aumentan en forma excesiva?

La célula intercambia sustancias con el medio circundante a través de su membrana superficial. Cualquier incremento en sus dimensiones se traduce en un aumento de volumen y de masa relativamente mayor que el del área superficial, de manera que la célula pierde capacidad de intercambio efectivo. Esto limita la cantidad de alimento y oxígeno que puede atravesar la membrana para satisfacer las necesidades metabólicas de la mayor masa viva del interior. Asimismo, se excretan con más dificultad las sustancias de desecho que se producen en mayor cantidad.

Por otra parte, la distribución de sustancias por difusión toma más tiempo conforme la célula crece. Así, el incremento dimensional puede dar por resultado que muchos segmentos de la célula queden privados de sustancias energéticas vitales o de otras moléculas esenciales.

El control del núcleo sobre las actividades de las estructuras citoplásmicas depende de la comunicación química entre éste y el citoplasma. En una célula voluminosa, la eficiencia de tal comunicación es inhibida por el aumento de la distancia entre las estructuras.

4.18 Los lípidos, las moléculas pequeñas y las partículas sin carga entran y salen de la célula con relativa facilidad. ¿Qué características de la membrana celular pueden inferirse de estas observaciones?

Todas las membranas tienen permeabilidad, la cual es función de su estructura. Según se supone, la tendencia de las sustancias liposolubles a pasar fácilmente a través de casi todas las membranas obedece a la gran cantidad de lípidos presentes en esas membranas. De manera semejante, la mayor facilidad de penetración de las moléculas pequeñas en la célula, comparada con la de moléculas más grandes del mismo tipo, sugiere la existencia de pequeñísimos orificios o conductos en la membrana,

los cuales le confieren a ésta las propiedades de un tamiz en la superficie celular externa. En general, las membranas tienen carga positiva en su superficie externa, lo que explica por qué las partículas sin carga penetran más fácilmente en la célula que las partículas cargadas, que tienden a interactuar con el campo electrostático de la membrana.

4.19 Enumere seis mecanismos de transporte de sustancias hacia el interior de la célula.

1) Osmosis, 2) difusión a través de poros, 3) transporte facilitado, 4) transporte activo, 5) endocitosis y 6) pinocitosis.

Problemas complementarios

- 4.20 Según la teoría celular, todas las células se derivan de a) la materia inorgánica. b) la materia orgánica, c) células preexistentes, d) cultivos en cajas de Petri.
- 4.21 Las células fueron denominadas así por a) Dutrochet. b) Schleiden. c) Schwann. d) Hooke.
- 4.22 Las células del reino _____ caren de núcleo.
- 4.23 El retículo endoplásmico rugoso (RER) difiere del retículo endoplásmico liso (REL) porque aquél está asociado con _____.
- 4.24 ¿Cuáles son los dos organelos delimitados por una membrana doble?
- 4.25 El _____ constituye un depósito y un posible centro regulador de líquidos y electrolitos.
- 4.26 El _____ es un plástido que contiene clorofila.
- 4.27 ¿Qué organelo se relaciona con la digestión celular?
- 4.28 Ocurren oxidaciones tanto en las mitocondrias como en los peroxisomas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 4.29 Los tejidos meristemáticos no están especializados,
a) Verdadero, b) Falso.
- 4.30 La hipótesis del filamento deslizante explica la conducción de impulsos nerviosos.
a) Verdadero, b) Falso.
- 4.31 La superficie de una esfera es proporcional a r^2 , mientras que su volumen es proporcional a r^3 .
a) Verdadero. b) Falso.
- 4.32 Las membranas semipermeables participan en fenómenos osmóticos.
a) Verdadero, b) Falso.
- 4.33 Por lo general, las membranas poseen carga negativa en su superficie externa.
a) Verdadero, b) Falso.
- 4.34 La fama de Robertson se debe al modelo del mosaico fluido de la estructura de la membrana.
a) Verdadero. b) Falso.

Respuestas

- | | | | | | |
|------|----------------------|------|------------------------------|------|----|
| 4.20 | c) | 4.25 | Vacuola o vacuola contráctil | 4.30 | b) |
| 4.21 | d) | 4.26 | Cloroplasto | 4.31 | a) |
| 4.22 | Monera | 4.27 | Lisosoma | 4.32 | a) |
| 4.23 | Ribosomas | 4.28 | a) | 4.33 | b) |
| 4.24 | Núcleo y mitocondria | 4.29 | a) | 4.34 | b) |

Transformaciones de la energía

5

5.1 ENERGÍA Y VIDA

La complejísima organización de los sistemas vivos requiere, para su desarrollo y mantenimiento, un ingreso constante de energía ordenada. La fuente última de esa energía es el Sol: una gigantesca bomba de hidrógeno. Las plantas verdes, que son los organismos que capturan la energía del Sol, convierten la energía radiante solar en energía química que se almacena en los enlaces de sustancias orgánicas como la glucosa. Esa energía recorre el mundo vivo conforme las plantas verdes son ingeridas por los herbívoros, que a su vez son devorados por depredadores carnívoros, en una secuencia de relaciones alimenticias denominada **cadena o red trófica**. Cada organismo de la cadena transforma la energía de su alimento y genera un almacén de energía química que sufre continuos cambios en los niveles celular y subcelular. Puesto que las transformaciones incrementan el desorden (entropía) de la energía, en cada conversión el sistema del organismo pierde un poco de la capacidad de dicha energía para realizar trabajo útil, por lo que debe reponer esa pérdida consumiendo más energía ordenada. Del mismo modo, cada eslabón de la cadena transmite al siguiente menos energía de la que recibió del eslabón precedente.

El **metabolismo** abarca los procesos mediante los cuales los organismos extraen energía de los enlaces químicos de sus alimentos o sintetizan compuestos importantes. La índole general del metabolismo empezó a aclararse cuando Antoine Lavoisier descubrió, en el siglo XVIII, una semejanza básica entre la combustión de materiales inanimados y la respiración de los animales. No obstante, la química del metabolismo sólo puede comprenderse a la luz de la termodinámica.

5.2 TERMODINÁMICA

Como se vio en el capítulo 2, la primera ley de la termodinámica afirma que la energía total de los productos de una reacción equivale a la energía total de las sustancias originales (reactivos). Sin embargo, la segunda ley asegura que la energía **potencial** (útil) de los productos será

inferior a la energía potencial de los reactivos; es decir, la energía tiende a degradarse. En la naturaleza, esto significa generalmente que la aleatoriedad (entropía) de cualquier sistema tiende a aumentar. Por tanto, puede considerarse que las reacciones espontáneas son fenómenos decadentes en los que la entropía (desorden) aumenta y se libera energía. Dichas reacciones se clasifican como **exergónicas**. Por el contrario, las reacciones **endergónicas** son procesos constructivos en los que disminuye la aleatoriedad del sistema. Las reacciones endergónicas sólo pueden ocurrir cuando hay entrada de energía libre proveniente de una fuente externa, de modo que aumenta el desorden en dicha fuente. Entonces, las diversas reacciones endergónicas que ocurren en los seres vivos, cuyo resultado son sistemas muy ordenados, deben "pagar" ese orden promoviendo reacciones exergónicas como el **catabolismo** (degradación) de las moléculas de glucosa. La relación entre la energía libre y la entropía se expresa de esta manera

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

donde Δ significa "cambio (de)", G es energía libre, H es calor, T es la temperatura absoluta y S es la entropía (aleatoriedad, desorden).

En ocasiones se confunden los términos *exergónico* y *exotérmico*. **Exergónico** se refiere a la liberación de energía (ΔG), en tanto que **exotérmico** se refiere al desprendimiento de calor (ΔH es negativo). Las reacciones exotérmicas suelen ser exergónicas, mas no siempre lo son. Unas cuantas reacciones **endotérmicas** (que absorben calor), por ejemplo, la evaporación del agua, son exergónicas a pesar de tener un valor ΔH positivo. Esto se debe a que el cambio de estructura entre la forma líquida y el gas (más amorfo) produce un incremento de entropía suficientemente grande para nulificar la absorción de calor y, por consiguiente, el valor de ΔG se vuelve negativo.

EJEMPLO 1 ¿Por qué el cambio de energía libre de la combustión de glucosa es mayor que el cambio del contenido calórico del sistema?

La energía libre total disponible para efectuar trabajo útil se calcula con la ecuación

$$\Delta G = \Delta H - T \Delta S$$

El cambio del contenido calórico ΔH , medido por calorimetría, es de -673 kcal por mol de glucosa. En condiciones estándar, el término $T \Delta S$ es igual a 13 kcal. Entonces

$$\begin{aligned} \Delta G &= \Delta H - T \Delta S \\ &= -673 \text{ kcal} - 13 \text{ kcal} \\ &= -686 \text{ kcal} \end{aligned}$$

El cambio de energía libre depende por igual del cambio de calor y del cambio de entropía. Nótese que el cambio en entropía es *sustraído* del cambio en calor. Por tanto, en esta reacción el cambio en entropía aumenta la liberación de calor.

5.3 METABOLISMO CELULAR

En esencia, la vida implica orden y organización en un universo que parece estar regido por la tendencia al desorden. Las reacciones que caracterizan el metabolismo mantienen el orden aportando energía y materias primas para la lucha contra el desorden.

La combustión celular de sustancias energéticas, como los carbohidratos, las grasas y hasta las proteínas, libera la energía potencial almacenada en esas moléculas al romper sus enlaces químicos. Dicha energía se almacena en **moléculas de ATP**, las cuales son degradadas a su vez por la célula, que utiliza la energía que se desprende de ellas para realizar actividades como la locomoción, la reproducción y la síntesis. Puesto que la liberación instantánea de una gran cantidad de energía podría dañar a la célula, la degradación de las moléculas combustibles es controlada y ocurre mediante una serie de pasos coordinados denominada **vía metabólica**.

VÍAS ANAERÓBICAS

La primera fase de la degradación de un combustible celular ordinario como la glucosa se debe a una vía metabólica llamada **glucólisis** (también conocida como **vía de Embden-Meyerhof** en honor de sus descubridores). Un hecho interesante es que en la glucólisis no hay intervención de oxígeno molecular. Por tanto, se trata de un proceso **anaeróbico** que quizá satisfizo las necesidades de las células mucho antes de que la atmósfera terrestre tuviera oxígeno molecular.

Glucólisis y **fermentación** se refieren básicamente al mismo proceso, aunque sus productos finales son distintos. El primer término se aplica generalmente a las células animales, mientras que el segundo se reserva para las reacciones que acontecen dentro de bacterias y levaduras. Aunque la glucólisis consiste en la degradación de glucosa o carbohidratos de ese tipo a ácido pirúvico, no debe olvidarse que también otro tipo de moléculas pueden "conectarse" con este proceso en diversos puntos clave. En la figura 5.1 se presentan los detalles de la glucólisis.

Los cuatro principales fenómenos que caracterizan a la glucólisis son:

1. Fosforilación preliminar; se consumen dos moléculas de ATP
 2. Rompimiento de la molécula
 3. Oxidación y formación de un enlace fosfatídico de alta energía; se producen NADH y ATP
 4. Reordenamiento molecular para la formación de un enlace fosfatídico de alta energía; se genera otro ATP
1. *Fosforilación preliminar:* el paso inicial de la glucólisis es la degradación de ATP, a la molécula menos energética ADP, durante la formación de glucosa-6-fosfato. Esto puede verse como una inversión de ATP por parte de la célula, la cual obtendrá una mayor cantidad de ATP en una fase posterior. Ocurre otra inversión de ATP en la formación de fructosa-1,6-difosfato.
 2. *Rompimiento de la molécula:* La hexosa doblemente fosforilada (es decir, la fructosa-1,6-difosfato) se rompe y de ese modo se forman dos triosas: fosfogliceraldehído (PGAL, del inglés *phosphoglyceraldehyde*) y fosfato de dihidroxiacetona (DHAP, del inglés *dihydroxyacetone phosphate*). Nótese que el DHAP puede convertirse en PGAL, de modo que los productos de las reacciones subsecuentes se duplican.
 3. *Oxidación y formación de un enlace fosfatídico de alta energía:* Luego, el PGAL sufre oxidación (sin participación de oxígeno molecular) a ácido 1,3-difosfoglicérico*, y durante ese proceso, se realizan dos cambios importantes: 1) un par de electrones y de iones de hidrógeno pasan a la coenzima NAD^+ para generar NADH, más energético, y 2) se toma fosfato inorgánico (Pi) del citoplasma para formar un segundo enlace fosfatídico que produzca un ATP para la célula en la siguiente reacción.
 4. *Reordenamiento molecular para la formación de un enlace fosfatídico de alta energía:* A partir de los reordenamientos moleculares internos que se pro-

* En muchas publicaciones se utiliza el término *glicerato* en vez de *ácido glicérico*; esto se debe a que, en condiciones celulares, lo más probable es que el ácido libre exista como su sal.

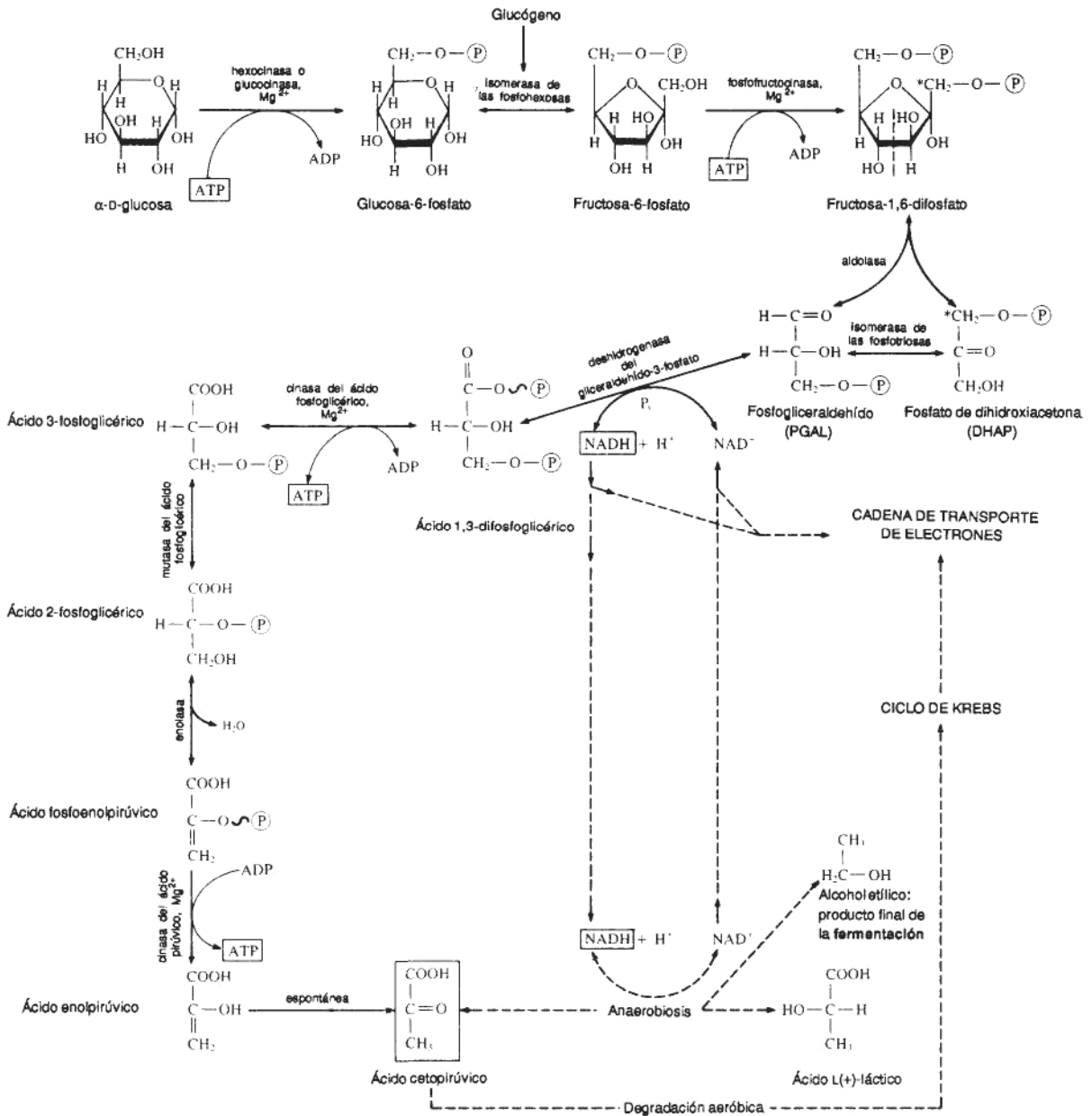


Fig. 5.1 Glucólisis

sentan enseguida, se genera otra molécula de ATP. El producto final es ácido pirúvico.

En condiciones anaeróbicas, el ácido pirúvico reacciona con hidrógeno para formar alcohol etílico (en casi todas las plantas y las bacterias) o ácido láctico (en ani-

males y algunas bacterias). (Esta reducción del ácido pirúvico es fundamental para que se regenere el NAD^+ necesario para la conversión glucolítica del PGAL en ácido 1,3-difosfoglicérico. Sin este último se detendría la glucólisis.) Sin embargo, en sentido estricto la glucólisis termina con la formación del ácido pirúvico.

Puesto que cada glucosa inicial produce dos triosas durante el paso glucolítico catalizado por la aldolasa, la contabilidad exacta indica la formación de dos ácidos pirúvicos y, por tanto, una ganancia bruta de cuatro ATP para la célula. Dado que ésta invirtió dos ATP durante el proceso, su ganancia energética neta durante la glucólisis es de dos ATP. En algunas situaciones, el DHAP formado después del rompimiento de la hexosa sirve para sintetizar grasas en vez de convertirse en PGAL y generar ATP, de modo que no en todas las situaciones la vía tiene la misma producción neta de ATP.

Aunque muchos de los pasos enzimáticos de esta vía son reversibles, algunas reacciones clave no lo son; por ejemplo, la formación de ácido cetopirúvico a partir de ácido enolpirúvico. Por tanto, en el interior de la célula se utilizan otras vías para omitir los pasos irreversibles cuando es necesaria la **formación** de glucosa a partir de metabolitos como el ácido láctico o los diversos aminoácidos. Estas rutas alternas integran en conjunto la vía gluconeogénica (Prob. 5.32).

VÍAS AERÓBICAS: EL CICLO DE KREBS

Con la aparición de oxígeno molecular en la atmósfera hace miles de millones de años, surgió la posibilidad de degradar aún más los combustibles para extraer la enorme cantidad de energía almacenada en sus enlaces. En las vías de este tipo, el oxígeno funciona como aceptor final de electrones durante las oxidaciones celulares.

El **ciclo de Krebs** es la principal vía aeróbica de degradación oxidativa de los productos de la glucólisis. Esta vía también se conoce como **ciclo del ácido tricarbóxico (TCA)** (del inglés **tricarboxylic acid**) porque en ella intervienen ácidos orgánicos con tres grupos carboxilo. Los componentes del ciclo de Krebs se localizan dentro de las mitocondrias.

El ciclo de Krebs puede resumirse como sigue (Fig. 5.2):

1. Formación de una molécula de seis carbonos por combinación de una molécula de cuatro carbonos con otra de dos carbonos
2. Oxidación de la molécula de seis carbonos para formar una molécula de cinco carbonos
3. Oxidación de la molécula de cinco carbonos para formar una molécula de cuatro carbonos
4. Reordenamiento molecular para la formación de la molécula inicial de cuatro carbonos

Antes de ingresar en el ciclo de Krebs, el ácido pirúvico (producto final de la glucólisis) se degrada a acetaldehído (una molécula de dos carbonos) mediante la pérdida de CO_2 . Luego, el acetaldehído se oxida a ácido acético y se une a la coenzima A (CoA), proceso durante el cual se reduce NAD^+ a NADH. Enseguida, la acetil-CoA ingresa en el ciclo de Krebs.

1. **Formación de una molécula de seis carbonos:** La acetil-CoA es muy reactiva y su grupo acetilo, de dos carbonos, se combina con la molécula de cuatro carbonos ácido oxaloacético para formar ácido cítrico, un compuesto de seis carbonos.
2. **Oxidación de la molécula de seis carbonos:** El ácido cítrico se oxida, con desprendimiento de CO_2 , para formar una sustancia de cinco carbonos, el ácido α -cetoglutarico.
3. **Oxidación de la molécula de cinco carbonos:** El ácido α -cetoglutarico se oxida, perdiendo CO_2 , a una molécula de cuatro carbonos, el ácido succínico.
4. **Reordenamiento molecular y oxidación:** En las reacciones subsecuentes se regenera el ácido oxaloacético y el ciclo de Krebs vuelve a empezar con la formación de otra molécula de acetil-CoA a partir de ácido pirúvico.

Por cada molécula de ácido pirúvico que ingresa en el ciclo se desprenden tres moléculas de CO_2 . Las coenzimas reducidas que se generan dentro del ciclo, junto con el ATP que se sintetiza a partir del GTP (guanosintrifosfato o trifosfato de guanósina), formado durante la transformación de la succinil-CoA, darán por resultado la producción neta de 36 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa que pase por la glucólisis y después ingrese en el ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones (siguiente sección). En muchos libros se mencionan 38 moléculas de ATP como rendimiento total; eso se debe a que no se tomó en cuenta la inversión de ATP para el transporte, a través de la membrana, del NADH formado durante la glucólisis (véase el Prob. 5.30).

EJEMPLO 2 Como puede verse en las figuras 5.1 y 5.2, en algunas reacciones participa el P_i . ¿Cuál es la importancia del P_i en estas vías metabólicas?

P_i denota la presencia de fósforo inorgánico en forma ionizada en el citoplasma. Su incorporación en estas reacciones ocurre durante las **fosforilaciones al nivel del sustrato**. Dicho proceso consiste en la producción directa de ATP, a partir de fósforo inorgánico, en asociación con varias reacciones de la glucólisis o del ciclo de Krebs. Un ejemplo de esto es la formación de ATP durante la transformación del ácido fosfoenolpirúvico en ácido pirúvico.

VÍAS AERÓBICAS: CADENA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES Y FOSFORILACIÓN OXIDATIVA

La cadena de transporte de electrones (CTE) está integrada por una serie de pigmentos respiratorios de la mitocondria, los cuales funcionan como si fueran una "brigada de cubeteros" para transportar electrones desde las coenzimas reducidas (NADH , FADH_2) hasta el oxígeno (Fig. 5.3). Puesto que los electrones asociados con las coenzimas reducidas se encuentran en un nivel de energía relativamente alto, mientras que su unión con el

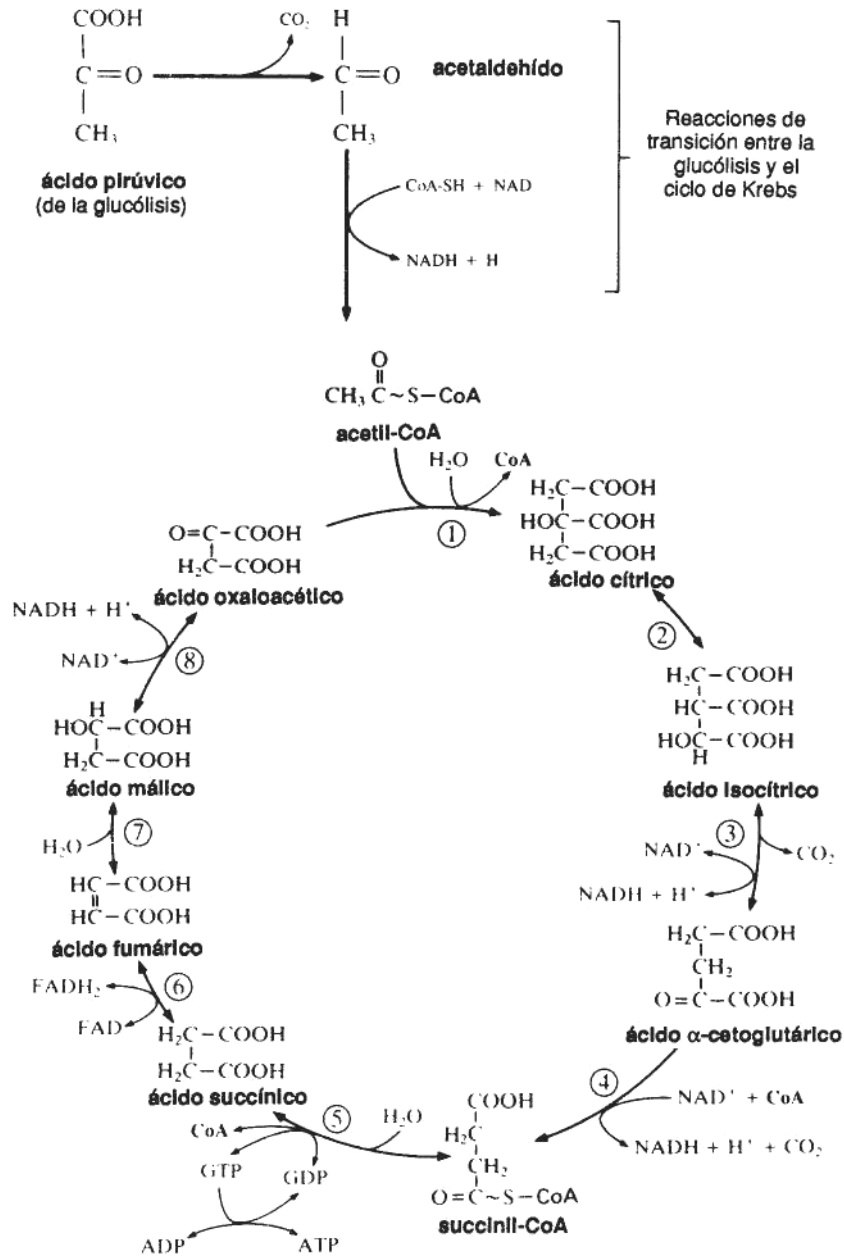


Fig. 5.2 Ciclo de Krebs

oxígeno constituye un nivel de energía mucho más bajo, el paso de electrones a lo largo de la CTE tiene como consecuencia la liberación de energía. Esa energía se emplea para formar ATP: cuando el donador de electrones es el FADH_2 se sintetizan dos moléculas de ATP,

pero se forman tres moléculas de ATP cuando el donador es el NADH , cuyo nivel de energía es más alto.

El transporte de electrones puede considerarse como un mecanismo funcional derivado de cada paso oxidativo del ciclo de Krebs. El transporte secuencial de los

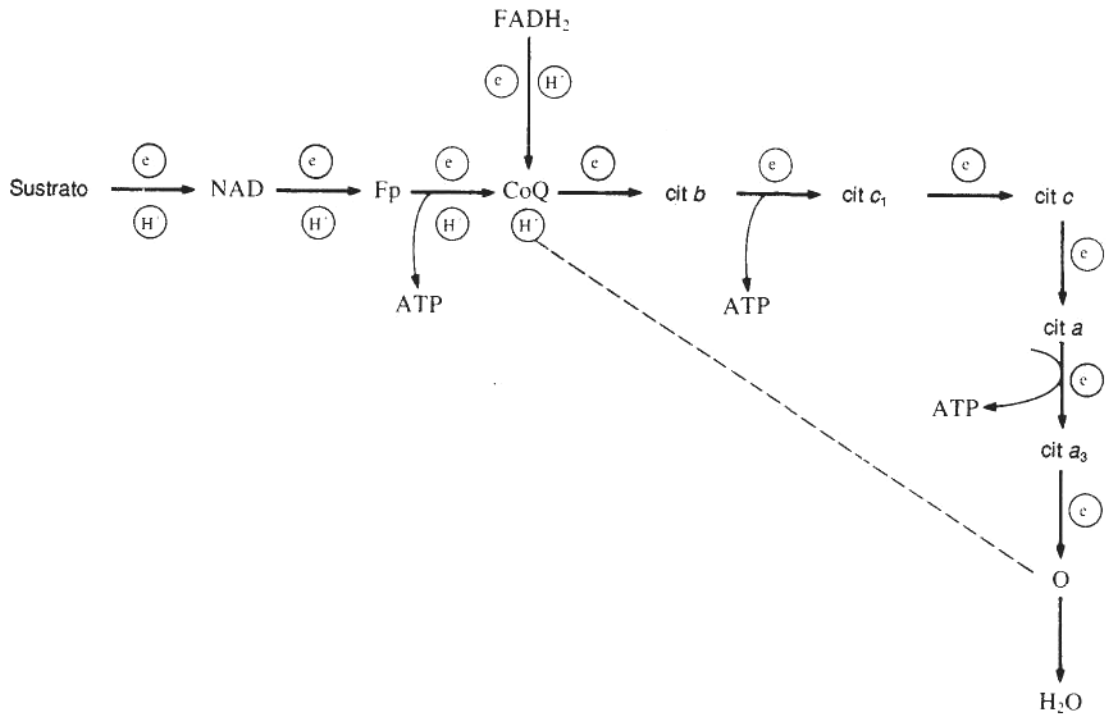


Fig. 5.3 Cadena de transporte de electrones

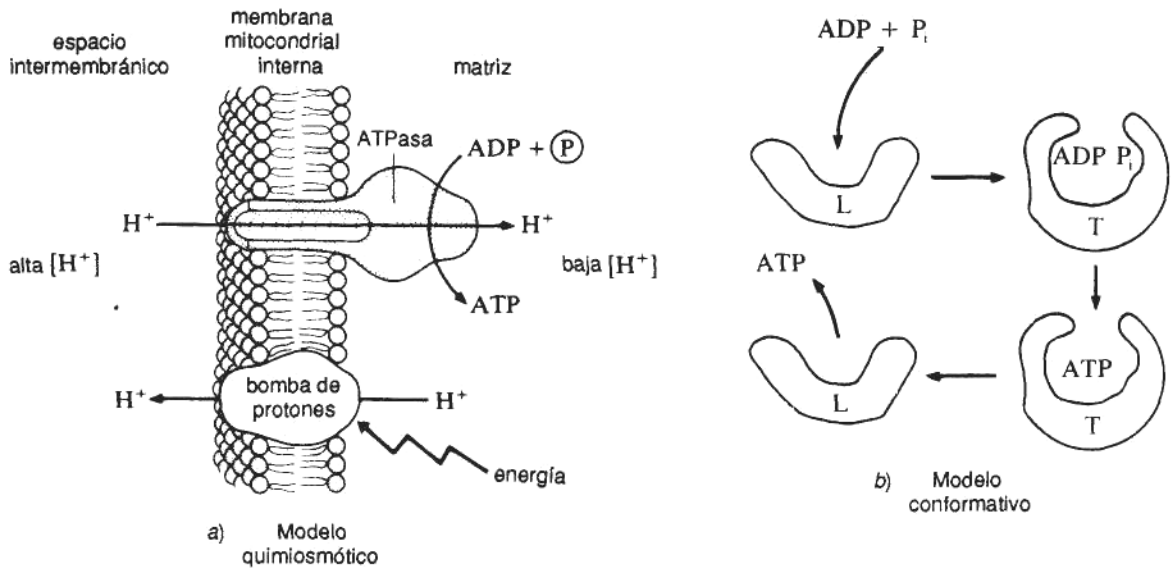
electrones, junto con sus iones de hidrógeno (protones) acompañantes, permite la formación eficiente de ATP mediante el uso de la energía liberada. Los pigmentos (citocromos) de la CTE están embebidos en las crestas mitocondriales; esto asegura el inmediato acceso de las coenzimas reducidas provenientes del ciclo de Krebs a la CTE.

Las reacciones de redox (oxidorreducción) efectuadas durante el transporte de electrones acoplan la oxidación a la fosforilación y se denominan reacciones de **fosforilación oxidativa**. La ubicación de la fosforilación oxidativa en la mitocondria ha hecho a este organelo merecedor del título de "generador de la célula". La eficiencia de ese generador se incrementa considerablemente gracias a la precisión del orden repetitivo de los pigmentos de la CTE dentro de la membrana interna de la mitocondria. Se considera que cada unidad de transporte de electrones funciona como un conjunto respiratorio independiente. Por otra parte, casi todas las enzimas del ciclo de Krebs están laxamente disueltas en la matriz mitocondrial. Es probable que la disposición espacial fija de la CTE explique también la formación de un "potencial

protónico" a través de la membrana interna, concepto que forma parte de la teoría quimiosmótica de la fosforilación oxidativa.

En la actualidad existen tres teorías importantes acerca del mecanismo de transferencia de la energía resultante del transporte de electrones para la síntesis de ATP:

1. **Modelo químico:** La fosforilación del ADP para formar ATP se realiza enzimáticamente (proceso semejante al de la fosforilación glucolítica) y está acoplada a la oxidación de los portadores de electrones.
2. **Modelo quimiosmótico:** El flujo de electrones a lo largo de la CTE bombea protones a través de la membrana mitocondrial en contra de un gradiente protónico. Conforme los protones "caen" a su posición original, la energía que liberan le sirve a una proteína adherida a la membrana para fosforilar ADP a ATP (Fig. 5.4a).
3. **Modelo conformativo:** La energía liberada por el flujo de electrones cambia la conformación de las grandes moléculas presentes en la mitocondria. El



retorno de esas moléculas a su forma original libera suficiente energía para que ocurra la fosforilación (Fig. 5.4b).

BIOSÍNTESIS

Las vías degradantes recién descritas también participan en la síntesis de moléculas celulares vitales. Por ejemplo, el proceso glucolítico puede invertirse (con algunos pasos enzimáticos especiales para omitir las reacciones irreversibles) a fin de sintetizar glucosa a partir de moléculas más pequeñas. También pueden formarse polisacáridos, a partir de metabolitos como la glucosa-6-fosfato, mediante la acción de enzimas como la sintetasa del glucógeno.

Para la síntesis de grasas neutras se necesita α -glicerofosfato, el cual se forma por glucólisis o por fosforilación de glicerol. Los ácidos grasos de tales lípidos pueden ser divididos enzimáticamente en dos fragmentos de dos carbonos cada uno (acetil-CoA), los cuales ingresan posteriormente en el ciclo de Krebs para proseguir su degradación. Empero, las moléculas de acetil-CoA también pueden servir para la síntesis de ácidos grasos de cadena larga por acción de un conjunto especial de enzimas auxiliares localizadas justo afuera de la mitocondria. Para dicha síntesis se requieren, entre otros factores, cantidades apreciables de NADPH. Esta coenzima reducida se forma mediante varias reacciones oxidativas, entre las cuales se destaca una vía denominada **lanzadera de pentosas**, consistente en la oxidación directa de glucosa-e-fosfato por medio de NADP^+ . El NADP^+ reducido

es necesario para muchas síntesis reductivas; por ejemplo, la formación de esteroides, la producción de leche en las glándulas mamarias y la fotosíntesis. Como podrá apreciarse, existe una relación vital entre el catabolismo y el anabolismo dentro de la célula.

Por otro lado, también pueden entrar aminoácidos y proteínas en el "molino" metabólico. Los grupos amino se desprenden de sus esqueletos de carbono originales (desaminación) y se unen a otros. A partir de los aminoácidos alanina o ácido glutámico pueden formarse metabolitos como el ácido pirúvico o el ácido cetoglutámico.

En general, las principales moléculas combustibles son interconvertibles. Por tanto, el sentido del tráfico molecular no está limitado por los tipos de moléculas iniciales, sino por la acción de hormonas o enzimas, la proporción relativa del ATP respecto al ADP, la disponibilidad de coenzimas, la proporción de las formas reducidas de estas últimas respecto a las oxidadas, etc. Véase la figura 5.5.

5.4 BIOENERGÉTICA

La economía de la energía del organismo durante su interacción con el medio es el tema de la bioenergética. Esta disciplina es fundamental para comprender cómo pueden sobrevivir los organismos y cómo mantienen un "estado de equilibrio" dinámico, es decir, un balance interno denominado **homeostasis** (Cap. 15). Sin embargo, la bioenergética también se relaciona con un sinnúmero de

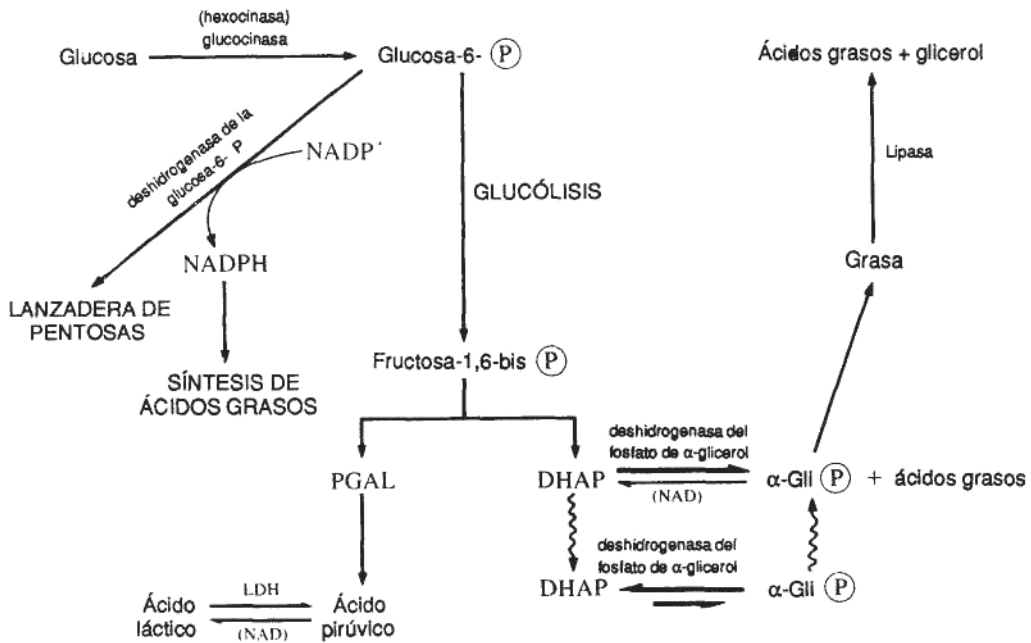


Fig. 5.5

asuntos más pragmáticos, como la evaluación de la conveniencia económica de la cría de ganado por balance entre los gastos de alimentación y las ganancias, en trabajo o dinero, resultantes de la venta de los animales. En términos clínicos, la obesidad puede considerarse en gran medida un defecto bioenergético se consumen demasiadas calorías en comparación con las pocas que se invierten en trabajo.

La economía energética del organismo depende de las vías metabólicas celulares descritas poco antes. En general, sólo alrededor del 40% de la energía de las moléculas combustibles metabolizadas queda atrapada en los enlaces de alta energía del ATP o de sustancias de ese tipo. El resto se libera en forma de calor. En condiciones alimenticias ordinarias, la relación entre el consumo de oxígeno y la liberación de calor es muy constante.

ENDOTERMIA Y ECTOTERMIA

La mayoría de los organismos son ectotermos (poiquilotermos); es decir, exhiben fluctuaciones en la temperatura de su cuerpo según la temperatura de su entorno. Si bien es cierto que pueden desplazarse hacia un ambiente más benigno, no tienen la facultad de alterar esa dependencia. Dado que la temperatura tiene un marcado efecto

sobre la actividad metabólica [la tasa se duplica con cada incremento de 10°C en la temperatura del entorno (ambiente)], los ectotermos se ven severamente limitados por las circunstancias de su hábitat por cuanto se refiere a obtención de alimento, búsqueda de pareja y locomoción: las bajas temperaturas les vuelven lentos, mientras que las altas temperaturas los provocan un incremento de actividad que no siempre es conveniente.

En las aves y los mamíferos la temperatura interna es independiente de la temperatura del medio. Estos organismos se denominan **endotermos** (homeotermos). La endotermia, que se observa en un nivel imperfecto hasta en algunos reptiles, consiste en el uso del calor metabólico y del efecto aislante de ciertas modificaciones epidérmicas (pelo, plumas). Estos organismos mantienen uniforme su actividad metabólica, lo que les da libertad para explorar una amplia variedad de ambientes con el fin de satisfacer sus necesidades. Las temperaturas más uniformes de los mares, e inclusive de los ambientes dulceacuícos, sugieren que la endotermia no fue un requisito adaptativo sino hasta que los primitivos ancestros reptilianos de las aves y los mamíferos invadieron el medio terrestre. La principal fuente de calor de los endotermos es la voluminosa masa muscular que cubre su cuerpo. Las contracciones de la musculatura generan más del 80% del calor total producido por estos organismos. Asimismo, los ectotermos pueden usar las

contracciones musculares para generar grandes cantidades de calor en poco tiempo, cosa que hacen antes de iniciar alguna actividad anticipada.

DIMENSIONES CORPORALES Y TASA METABÓLICA

La producción de calor y el consumo de oxígeno dependen de las dimensiones del animal. Al compararlos con

una **base específica** (gramo de peso corporal), los animales pequeños producen más calor y consumen más oxígeno que los grandes (Fig. 5.6). Esta relación inversa entre la tasa metabólica y las dimensiones corporales es universal, de modo que además de en los endotermos y los ectotermos se observa también en las plantas.

Los investigadores pioneros supusieron que la tasa metabólica de los organismos era proporcional a su área superficial, ya que a través de ella se disipa el calor hacia

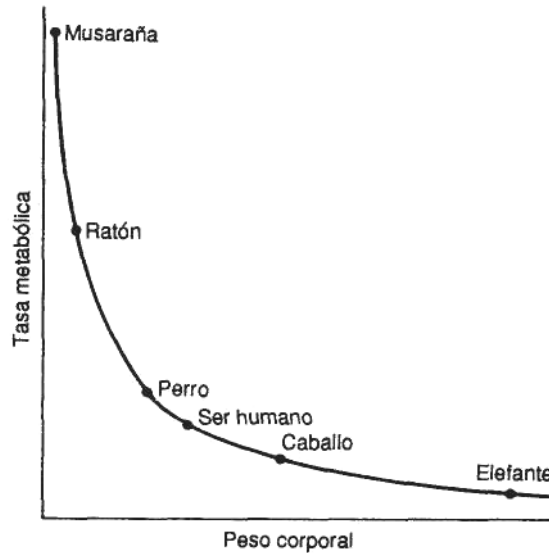


Fig. 5.6

el medio. Puesto que el área superficial relativa tiende a disminuir conforme aumentan las dimensiones de un organismo (consúltese la sección sobre las dimensiones celulares y sus limitaciones en el capítulo 4), los animales pequeños tienen que compensar su pérdida de calor, relativamente alta, con una tasa metabólica más elevada. Tiempo después, otros investigadores demostraron la participación de factores adicionales; por ejemplo, una mayor proporción de tejido de sostén, cuyo metabolismo es bajo, en los organismos más voluminosos.

EJEMPLO 3 La suma respiratoria de los tejidos individuales extirpados de un organismo es inferior a la respiración total del organismo intacto, pues es probable que esos tejidos, al quedar aislados, no reproduzcan las tasas metabólicas que tienen in vivo. Con todo, es interesante que cuando provienen de animales más grandes exhiban actividades respiratorias más bajas que sus

contrapartes provenientes de animales pequeños. Por lo demás, se demostró que una variedad de enzimas respiratorias específicas tienen menor actividad en los tejidos de los animales grandes.

Quizá la musaraña es el mamífero más pequeño que podría existir, dada la increíble intensidad metabólica asociada con sus dimensiones liliputienses. En vista de que debe ingerir diariamente su propio peso en alimento tan sólo para sobrevivir, la musaraña pasa la vida procurando alimento e ingiriéndolo. Otros mamíferos pequeños alteran sus actividades mediante el fenómeno llamado **hibernación**, un estado de letargo metabólico semejante a la muerte, que les permite descansar un poco de la apremiante e ininterrumpida necesidad de obtener combustible para mantener los ávidos fuegos metabólicos asociados con sus escasas dimensiones.

Problemas resueltos

- 5.1 ¿Qué relación hay entre las leyes de la termodinámica y la naturaleza de los sistemas vivos?

Como se explicó en el capítulo 3, puede pensarse en la energía como la capacidad de realizar trabajo útil. Los sistemas vivos están muy ordenados y su alto grado de organización está sujeto a una decadencia que los conduce a la aleatoriedad, lo cual concuerda con la tendencia universal hacia el desorden (entropía). Sólo con la captura y el consumo de nuevas formas de energía ordenada, la cual sirve para construir sistemas vivos con un alto grado de orden, es posible resistir esa tendencia a la aleatoriedad. Para sostener la vida, la energía cinética del calor que sale del organismo debe ser reemplazada con la energía potencial de moléculas ordenadas presentes en los alimentos; por ejemplo, carbohidratos, proteínas y lípidos. Los sistemas vivos deben trabajar (gastar energía) para conservar la vida.

- 5.2 Si la energía no se crea ni se destruye, ¿por qué necesitamos continuos aportes de energía nueva para mantenernos vivos? ¿Por qué no recelamos simplemente la energía que ya tenemos?

En sentido estricto, las leyes de la termodinámica sólo son aplicables a sistemas cerrados; es decir, a sistemas herméticamente sellados que no están en contacto con el entorno. Los seres vivos —por ejemplo los seres humanos— son sistemas abiertos que intercambian materia y energía con su entorno y, por tanto, pierden constantemente sus reservas de ambos. De hecho, incluso estando aislados del medio seríamos presa de la segunda ley de la termodinámica, la cual afirma que en todas las transformaciones energéticas hay tendencia a un mayor desorden en la energía producida. Dado su menor potencial, las formas de energía desordenadas, por ejemplo, el calor que despiden los seres vivos, ya no pueden efectuar trabajo útil en circunstancias ordinarias.

- 5.3 Si existe una tendencia universal hacia el desorden y la aleatoriedad, ¿cómo se explican el crecimiento, el desarrollo y la complejidad cada vez mayor de los seres vivos?

La tendencia hacia la aleatoriedad sólo ocurre en un plano global. Dentro de los seres vivos, cualquier incremento en el orden de una parte está acoplado a una reducción en el orden de otra parte. Es decir, la aleatoriedad del sistema **entero** aumenta, pero una porción aislada de ese sistema acoplado exhibe mayor orden. En términos termodinámicos, las reacciones endergónicas (en las que se generan nuevos

patrones de ordenamiento) están acopladas con reacciones exergónicas (que reducen el orden) para permitir tipos específicos de síntesis.

- 5.4 ¿Cuál es la función del ATP en las transformaciones energéticas que ocurren dentro de los seres vivos?

Esta molécula tan universal en el mundo de la vida es algo así como una "moneda" energética, es decir, un medio de intercambio de energía que reduce la complejidad de los ciclos metabólicos dentro de la célula. De este modo, todos los mecanismos de liberación de la energía encerrada en los alimentos combustibles están encaminados a la formación de ATP a partir de precursores como el ADP. Del mismo modo, diversos procesos de consumo de energía, por ejemplo la contracción muscular y el transporte activo, utilizan ATP como fuente de energía y lo degradan a ADP. De vez en cuando, el ATP es sustituido por nucleótidos del mismo tipo (véase el Cap. 7); por ejemplo, citosintrifosfato (CTP) y guanointrifosfato (GTP). La energía de estos nucleótidos está almacenada en los dos últimos enlaces fosfatídicos de la molécula. Esos enlaces de alta energía suelen representarse con una tilde (~); por ejemplo, adenosín-P~P~P.

- 5.5 ¿Qué es la glucólisis y cómo contribuye al bienestar de la célula?

Glucólisis significa literalmente "rompimiento o degradación de glucosa". Es un proceso que consta de una serie de aproximadamente nueve reacciones relacionadas, mediante las cuales la glucosa se degrada poco a poco a dos moléculas de un compuesto más simple: el ácido pirúvico. Este ácido puede convertirse anaeróticamente en cualquiera de varias formas reducidas; por ejemplo, ácido láctico o alcohol etílico. En condiciones aeróbicas puede ingresar en el ciclo de Krebs.

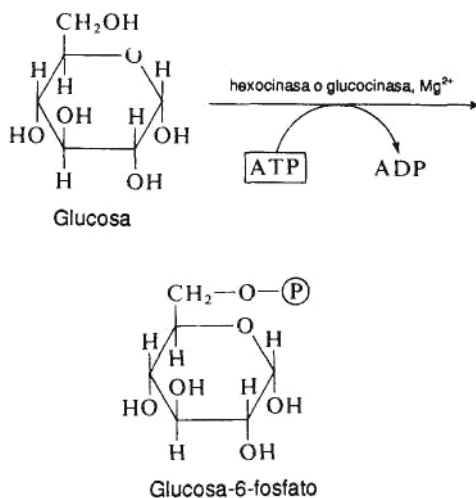
Cada paso de la glucólisis es catalizado por una enzima específica. La proximidad entre esas enzimas permite que la glucólisis ocurra en forma de un proceso metabólico integrado al que se denomina vía. Todas las enzimas de la glucólisis son proteínas solubles que ya fueron aisladas y cristalizadas, de modo que los científicos saben mucho acerca de su estructura y su funcionamiento. La glucólisis se lleva a cabo en el citoplasma de las células y no dentro de un organelo específico. Las reacciones glucolíticas producen una rendimiento neto de dos moléculas de ATP disponibles para las actividades de la célula, más dos moléculas de NAD⁺ reducido que, en última instancia, puede generar más ATP. En conclusión, la

glucólisis es una vía que extrae un poco de la energía encerrada en la molécula combustible glucosa.

- 5.6 Si la glucólisis surgió evolutivamente como un mecanismo para la **producción** de energía (generación de ATP) a partir de la degradación parcial de glucosa, ¿por qué se consumen dos moléculas de ATP al comienzo de este proceso?

Se invierte una molécula de ATP en la generación inicial de glucosa-6-fosfato a partir de glucosa y, poco después, se consume otra molécula más en la formación de fructosa-1,6-difosfato a partir de fructosa-e-fosfato. Dado que el ATP se forma por transferencia de fosfato, esta fosforilación es indispensable. Entonces, el gasto de ATP en esos primeros pasos de la glucólisis es comparable a una inversión que más adelante rendirá ganancias. La triosa (azúcar de tres carbonos) resultante del rompimiento de la fructosa-1,6-difosfato se oxida para convertirse finalmente en ácido pirúvico. Estos últimos pasos dan por resultado la producción de dos moléculas de ATP por cada triosa (parte de las ganancias basadas en la inversión inicial). Dado que se forman dos triosas por cada molécula de glucosa, este proceso genera en total cuatro moléculas de ATP. Por último, si de ese total se restan los dos ATP invertidos originalmente, se tiene el resultado neto del proceso: dos ATP.

- 5.7 ¿Cómo se fosforila la glucosa?



El grupo fosfato terminal del ATP es transferido al carbono que ocupa la sexta posición en la glucosa. Ésta es una reacción exergónica y parte de la energía liberada se conserva en el enlace químico que une al fosfato con la glucosa.

- 5.8 ¿Qué le sucede al ATP en el momento de la fosforilación de la glucosa?

El ATP que dona su grupo fosfato terminal se convierte en ADP, el cual tiene menos energía almacenada. Por el contrario, la molécula de glucosa adquiere un estado energético más elevado.

- 5.9 ¿Qué regula la fosforilación de la glucosa?

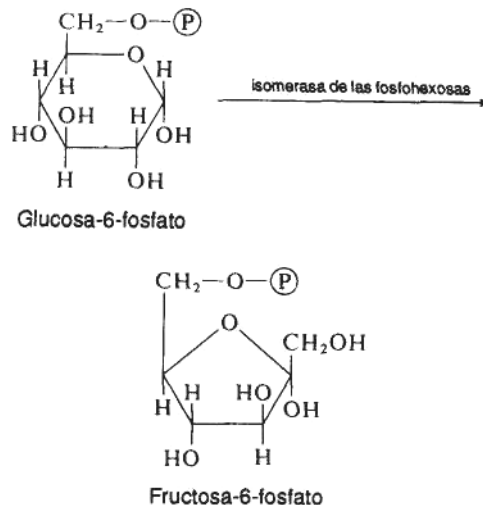
La reacción está bajo el control de las enzimas **hexocinasa** o **glucocinasa**. Dichas enzimas son similares por su funcionamiento pero se diferencian por la especificidad del sustrato. Nótese que cada reacción de la glucólisis es regulada por enzimas específicas.

- 5.10 ¿Por qué se fosforila la glucosa?

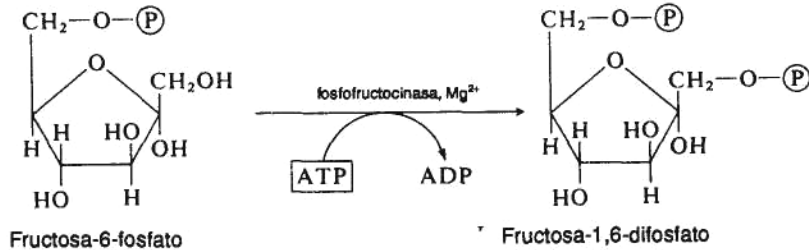
La glucosa transformada servirá finalmente para convertir el ADP en ATP; para ello será necesaria la donación de fosfato al ADP. La fosforilación incrementa la energía de la glucosa y la vuelve más reactiva. Asimismo, la membrana celular es menos permeable a la molécula fosforilada que al azúcar libre; de esta manera se evita que la molécula fosforilada salga de la célula antes de ser debidamente procesada.

- 5.11 ¿Qué le sucede a la glucosa después de la fosforilación?

La estructura de la molécula de glucosa se altera, transformándose de un anillo de seis lados en el anillo de cinco lados de la fructosa. Nótese que el número de átomos de carbono es idéntico en ambos compuestos, ya que la fructosa es un isómero de la glucosa. El **isómero** es una disposición alternativa del mismo número y tipo de átomos presentes en una molécula dada.



- 5.12 ¿Por qué se fosforila la fructosa-6-fosfato en la siguiente reacción?



Mediante la fosforilación la fructosa adquiere un segundo fosfato. Esto le permite formar dos triosas fosforiladas al romperse. De esa manera, cada una de las triosas tiene la capacidad de formar ATP más tarde.

- 5.13 ¿Qué controla la fosforilación de la fructosa-6-fosfato?

La **fosfofructocinasa** cataliza la fosforilación de la fructosa-6-fosfato. Dicha enzima interactúa **alostéricamente** con el ATP; es decir, el ATP se une a ella en una posición distinta a la del sitio activo y, de ese modo, provoca una alteración en la forma de la enzima y en la capacidad de ésta para catalizar la fosforilación. En este caso, el ATP inhibe la reacción fijándose a la enzima: el cambio morfológico inducido

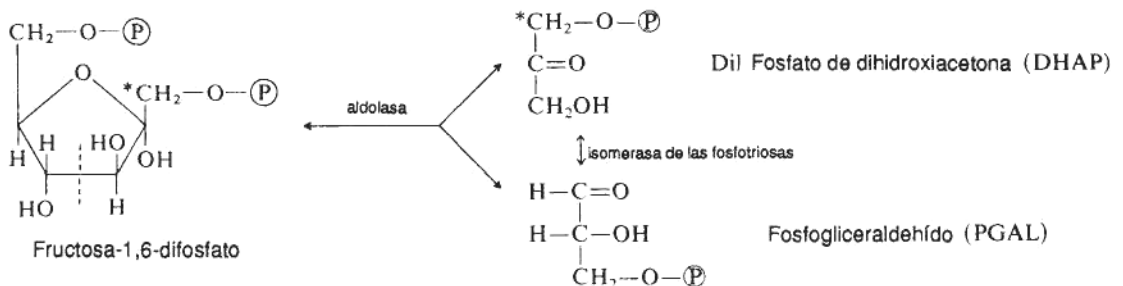
en la fosfofructocinasa impide que ésta se una a la fructosa-6-fosfato, lo cual evita que se lleve a cabo la fosforilación.

- 5.15 ¿Tiene alguna importancia la interacción alostérica del ATP con la fosfofructocinasa?

Sí, ya que la interacción controla la síntesis de ATP durante la glucólisis conforme a las necesidades de ATP de la célula. Si las concentraciones celulares de ATP son suficientemente altas para que éste se fije a la enzima (impidiendo así la interacción de la fosfofructocinasa con la fructosa-6-fosfato), la glucólisis se detiene. Conforme la célula agota sus reservas de ATP, el ATP fijo a la fosfofructocinasa vuelve a quedar libre. Cuando eso ocurre, la enzima recupera su configuración activa y se reanuda la glucólisis.

- 5.14 ¿Cuál es la importancia del paso de la aldolasa?

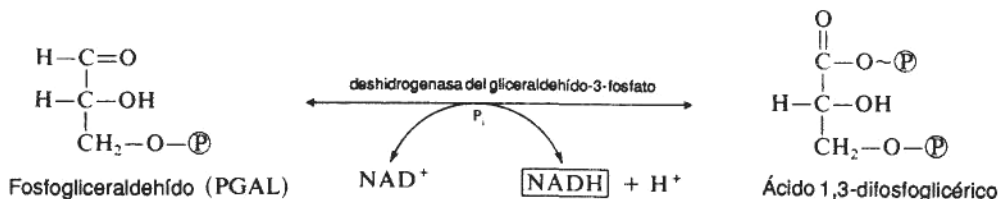
La aldolasa parte la fructosa doblemente fosforilada en dos azúcares de tres carbonos (triosas).



Mediante reacciones subsecuentes, cada PGAL genera dos moléculas de ATP. Puesto que en última instancia el DHAP también puede convertirse en PGAL, todos los rendimientos subsiguientes se duplican.

5.16 ¿Por qué es tan crucial el siguiente paso: oxidación del PGAL?

Esta reacción de oxidorreducción es la primera en la cual se captura energía disponible para la célula, pues durante la oxidación se forman un enlace fosfatídico de alta energía y una molécula de NADH.



5.17 ¿Cómo es posible que la glucólisis pueda efectuarse en condiciones anaeróbicas si uno de los pasos clave del proceso es la oxidación del fosfogliceraldehído(PGAL)?

altamente exergónica es muy grande, se toma un grupo fosfato del medio circundante para fijarlo como fosfato de alta energía (~P) al extremo del ácido glicérico. Este fosfato de alta energía servirá en la siguiente reacción para la síntesis de ATP.

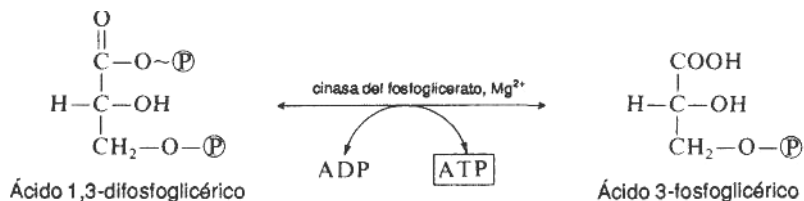
La **oxidación** puede definirse como la extracción de electrones o de átomos de hidrógeno completos a partir de un compuesto. Si bien el oxígeno es uno de los agentes oxidantes más comunes (de hecho, a él se debe el nombre de ese proceso), esto no significa en modo alguno que sea el único, ni tampoco que su presencia sea necesaria para que haya oxidación. Durante uno de los pasos clave de la glucólisis, el PGAL se oxida (pierde hidrógeno) y de esa manera se convierte en ácido 1,3-difosfoglicérico. Los electrones (en pares) y sus iones de hidrógeno acompañantes (que se desprenden del aldehído para formar el ácido) son aceptados por la coenzima NAD⁺. De esa manera, el NAD⁺ se reduce a NADH al mismo tiempo que el aldehído se oxida. En vista de que la energía libre que se produce durante esta reacción

5.19 ¿Para qué sirve el NADH?

El NADH puede servir para la producción de más ATP mediante la cadena de transporte de electrones, vía aeróbica en la que cada molécula de NADH produce tres moléculas de ATP. En ausencia de oxígeno, el NADH sirve para formar etanol (en las bacterias) o ácido láctico (en los animales). El NAD⁺ así formado se recicla y vuelve a usarse en la glucólisis.

5.20 ¿Qué le sucede al ácido 1,3-difosfoglicérico?

Cede su fosfato de alta energía al ADP para formar ATP.

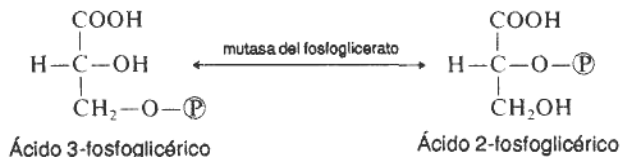


5.18 ¿La reacción del problema 5.19 es exergónica o endergónica?

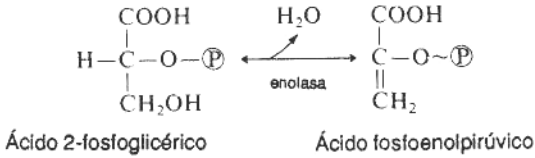
Durante la transferencia del fosfato de alta energía del ácido 1,3-difosfoglicérico al ADP se libera mucha energía. Por tanto, AG es negativo y la reacción es exergónica. Parte de la energía liberada se conserva en el enlace químico del ATP formado.

5.21 ¿Cuál es la finalidad de los reordenamientos moleculares posteriores a la síntesis del ácido 3-fosfoglicérico?

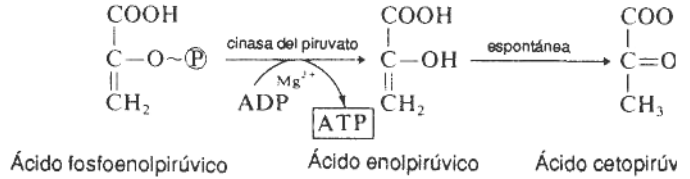
Estos reordenamientos ocurren para que se pueda formar otro enlace fosfatídico de alta energía, el cual producirá más adelante otro ATP para la célula. El primer paso de estos reordenamientos es la transferencia del fosfato restante a la posición 2:



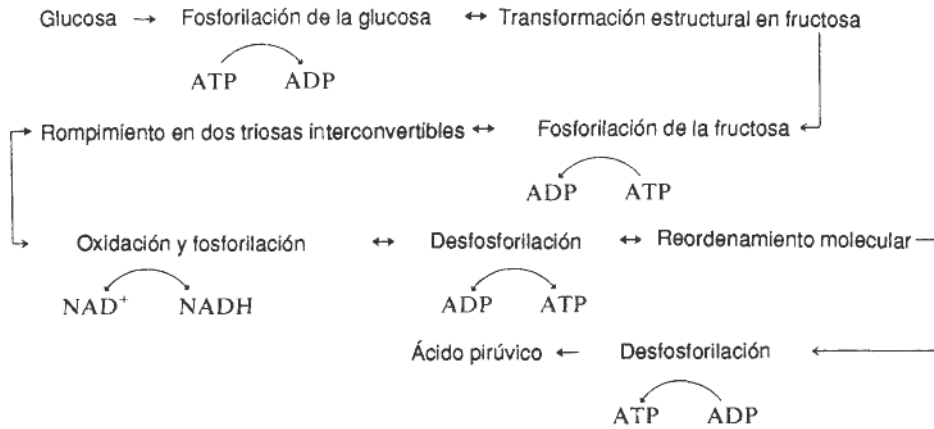
Esto permite la extracción de una molécula de agua y al mismo tiempo concentra la energía en el enlace del fosfato:



Por último, el fosfato de alta energía es transferido al ADP para formar otra molécula de ATP.



5.22 Resume en un diagrama las reacciones de la glucólisis.



5.23 ¿Cuáles son los probables mecanismos de control de la tasa de glucólisis en la célula?

Son varios los factores que intervienen en la determinación de la tasa glucolítica y del sentido de muchas de las reacciones reversibles de la vía. Como se vio en el capítulo 2, el incremento de las concentraciones de ciertos metabolitos funciona como un "empujón" al promover las reacciones en las cuales sirven como sustratos, en tanto que el abatimiento de las concentraciones de otros metabolitos ejerce un "tiron" sobre las reacciones enzimáticas de las que son productos. Por ejemplo, en la reacción $A \rightarrow B$, una mayor cantidad de A "empujará" la reacción progresiva, mientras que una menor cantidad de B "tirará" de ella. Una reducción de las cantidades de A o un incremento de las cantidades de B ejercerán un efecto de frenado.

Dado que en un paso de la glucólisis —la oxidación de PGAL a ácido 1,3-difostoglicérico— se necesita NAD^+ , la disponibilidad de esta coenzima en estado oxidado también ejerce una acción regulatoria. Del mismo modo, la cantidad de P, (fosfato inorgánico) en el citosol puede volverse un factor limitante, aunque esto sucede rara vez. Quizá el mecanismo de control más importante de la glucólisis —y de una variedad de vías metabólicas diversas— sea la existencia de enzimas alostéricas dentro del sistema. Esas enzimas contienen dentro de su estructura tridimensional (conformación) un sitio activo

para la fijación del sustrato y una región alostérica adicional en la que pueden fijarse sustancias modificadoras. Estas últimas cambian la conformación global de la enzima y, de ese modo, alteran su actividad catalítica. Como se vio en el problema 5.13, una de esas enzimas alostéricas de la glucólisis es la fosfofructocinasa (PFC) (también PFK, del inglés *phosphofructokinase*), la enzima que cataliza la formación de fructosa-1,6-difosfato a partir de fructosa-e-fosfato. El ATP tiende a fijarse en el sitio alostérico de la enzima e inhibe su actividad. Así, en una célula que contenga cantidades suficientes de ATP, la inhibición de la PFC suspenderá la glucólisis hasta que se necesite nuevamente la producción de más moléculas de ATP.

5.24 En condiciones anaeróbicas, la degradación del producto final de la glucólisis (ácido pirúvico) produce ácido láctico o alcohol etílico. ¿Por qué es necesario este paso después de la glucólisis?

La glucólisis siempre produce ácido pirúvico como producto final. Durante el único paso oxidativo de la vía, en el que el PGAL se convierte en ácido 1,3-difostoglicérico, un NAD^+ es reducido a NADH. Para que la glucólisis pueda continuar, ese NAD^+ debe ser regenerado continuamente por oxidación del NADH. En condiciones anaeróbicas, los animales logran esto "arrojando" los electrones y los iones de hidrógeno

del NADH en el piruvato para formar ácido láctico, con lo cual se regenera el NAD^+ (Rg. 5.1). La enzima deshidrogenasa láctica tienen un papel clave en esta reacción en muchos organismos. En las bacterias, el primer paso es quitar un átomo de hidrógeno al piruvato, luego, el compuesto de dos carbonos resultante se reduce a alcohol etílico y de ese modo se regenera el NAD^+ . En realidad, el carbono se elimina en forma de una molécula de CO_2 . (Este gas es el agente expansor que "levanta" el pan cuando la masa contiene levaduras fermentadoras.) En algunos insectos, uno de los productos del rompimiento de la fructosa-1,6-difosfato —a saber, el fosfato de dihidroxiacetona (DHAP)— recibe los electrones y los iones de hidrógeno del NADH para formar un importante producto reducido denominado fosfato de α -glicerol, sustrato útil para la síntesis de grasas neutras. Entonces, por evolución han surgido diversos mecanismos metabólicos que reoxidan el NADH con la consecuente formación de productos reducidos característicos.

5.25 ¿Cuál es la importancia del ciclo de Krebs (o del ácido tricarbóxico) en la economía de la célula?

El ciclo de Krebs es un molino o carrusel metabólico en el que el ácido pirúvico resultante de la glucólisis es degradado u oxidado aeróbicamente a dióxido de carbono y agua con la generación de enormes cantidades de ATP. Como la glucólisis, el ciclo de Krebs es una vía metabólica en la que una variedad de pasos enzimáticos están integrados de modo compatible. Las enzimas del ciclo de Krebs se localizan en las mitocondrias; muchas de esas enzimas están disueltas en la matriz, pero otras se encuentran adheridas a la membrana interna de ese organelo. La glucólisis, que se efectúa en ausencia de oxígeno, puede verse como la fase anaeróbica inicial de la degradación de los carbohidratos; el ciclo de Krebs puede considerarse la fase aeróbica final de dicho proceso.

5.26 ¿El ácido pirúvico ingresa directamente en el ciclo de Krebs?

No, recibe primero la acción de un complejo multienzimático dentro de las mitocondrias, donde se descarboxila oxidativamente (pierde su grupo carbonilo en forma de CO_2) a ácido acético; este ácido se adhiere a una molécula de coenzima A y, en forma de la reactivísima acetil-CoA, ingresa en el ciclo de Krebs. Durante la formación de la acetil-CoA se produce una molécula de NADH. Luego, la acetil-CoA se une al ácido oxaloacético (C) para formar ácido cítrico (C_6). Mientras deducía los pasos específicos del ciclo con sus primeros experimentos, Sir Hans Krebs estaba consciente de que el paso inicial era la formación de citrato, por lo cual decidió utilizar el término **ciclo del ácido cítrico** para referirse a esta vía.

5.27 ¿Por qué se dice que la vía de Krebs es un ciclo?

Como el ácido cítrico que se forma inicialmente por condensación de la acetil-CoA con el ácido oxaloacé-

tico tiene que pasar por el "molino" y al hacerlo produce en última instancia otra molécula de ácido oxaloacético, puede considerarse que la secuencia retorna en forma cíclica a su punto de partida. En ese momento, una nueva molécula de acetil-CoA se une al ácido oxaloacético para iniciar otra vuelta del carrusel. Una buena manera de representar el ciclo de Krebs sería un sistema metabólico en el que los productos de la glucólisis fueran modificados primero y, después, degradados a productos de baja energía con ayuda de vías auxiliares conectadas al ciclo principal.

5.28 ¿Qué relación hay entre el ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones (CTE)?

Dentro del ciclo de Krebs, las oxidaciones de los metabolitos ocurren en pasos específicos. Cada uno de esos pasos es catalizado por una enzima que funciona con un auxiliar llamado **coenzima**, por lo común NAD^+ o FAD. Es la coenzima la que funge de hecho como aceptor de los electrones y los iones de hidrógeno desprendidos de sustratos específicos —los metabolitos del ciclo de Krebs— y la que sirve como puente de enlace entre ese ciclo y la CTE. La acción del ciclo de Krebs es en realidad oxidar por completo los ácidos pirúvicos que se le proporcionan continuamente. Sin embargo, mientras que los carbonos individuales de las moléculas que van entrando se oxidan a niveles de energía más bajos, los electrones y los hidrógenos adheridos a las coenzimas reducidas (NADH y FADH) permanecen en un estado energético elevado. Esa energía se recupera gracias a la CTE, una serie de pigmentos que funciona del mismo modo que una brigada de cubeteros para transportar electrones y iones de hidrógeno hacia niveles inferiores de energía. La participación total de esta cadena, cuando empieza con NADH , es la síntesis de tres moléculas de ATP. Si el ingreso en la cadena ocurre en un punto de menor energía, como sucede en el caso del FADH_2 , sólo se forman dos moléculas de ATP con la energía liberada durante la trayectoria descendente. Como el ATP se forma gracias a la repetitiva eliminación de electrones de los pigmentos de la cadena de transporte electrónico, el proceso global se denomina **fosforilación oxidativa**. Los componentes de la CTE se encuentran embebidos en las crestas de la membrana mitocondrial interna, estrechamente asociados con las enzimas del ciclo de Krebs. Su disposición física es idónea para que la eficiencia del transporte de electrones sea máxima.

5.29 ¿Cuál es el mecanismo que acopla las oxidaciones de la CTE con la síntesis de ATP?

Esta interrogante ha sido el tema de muchas investigaciones y ha generado muchas hipótesis. En las hipótesis del pasado se recalaba la participación de enzimas fosforiladoras específicas situadas a lo largo de la CTE, enzimas que se suponían concentradas en los extremos de pequeñas estructuras en forma de penachos embebidas en la membrana interna. La idea que más se acepta en la actualidad presupone

el bombeo de iones de hidrógeno, a través de la membrana mitocondrial interna, hasta el compartimiento externo durante la emigración de los electrones a lo largo de la CTE (Fig. 5.4). Este desequilibrio de iones de hidrógeno (protones) genera un estado energizado. El movimiento subsecuente de los protones en busca del estado de equilibrio libera la energía almacenada en estos, la cual les sirve a las enzimas de la membrana para sintetizar ATP. Esta hipótesis se denomina **modelo quilmiosmótico**. Otra teoría se centra en la posibilidad de cambios en la estructura tridimensional de las proteínas de la membrana durante la migración de los electrones a lo largo de la cadena. El retorno de esas proteínas a su forma original, de modo muy parecido a como una pelota de hule recupera su forma esférica después de ser oprimida, libera suficiente energía para la síntesis de ATP.

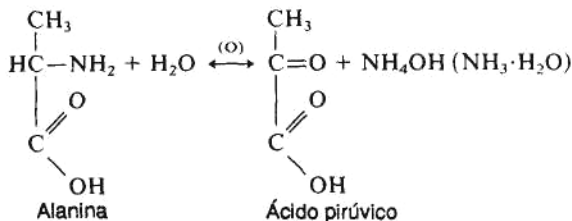
5.30 ¿Cuál es el rendimiento total de ATP de la oxidación (respiración) total de una molécula de glucosa?

Aunque existen diferencias de opinión en cuanto al total exacto del ATP producido, el consenso entre los bioquímicos es que se sintetizan 36 moléculas de esa sustancia. De la glucólisis se obtienen cuatro ATP, pero como se consumen dos ATP en los pasos de fosforilación previa, el resultado neto es de dos. El NAD reducido durante la formación de ácido 1,3-difosfoglicérico produce tres ATP, es decir, un total de seis, ya que la molécula de glucosa genera dos moléculas de ácido 1,3-difosfoglicérico. Sin embargo, para llevar esas moléculas de NADH al interior de la mitocondria, donde se incorporan a la CTE, se consume una molécula de ATP por cada molécula de NADH transportado, de modo que el rendimiento neto de la glucólisis en condiciones aeróbicas es de seis ATP [(4 - 2) + (6 - 2)]. La descarboxilación oxidativa del ácido pirúvico produce un NADH dentro de la mitocondria; por tanto, se generan otros seis ATP (se forman dos ácidos pirúvicos por cada molécula de glucosa). Por último, la generación de 12 ATP por cada vuelta del ciclo de Krebs significa que cada molécula de glucosa produce 24 ATP, lo que nos da un gran total de 36 (6 + 6 + 24). Como puede verse, la existencia de mecanismos aeróbicos para la degradación de carbohidratos como la glucosa incrementa en 18 veces el rendimiento energético. No obstante, microorganismos anaeróbicos como la bacteria del tétanos siguen viviendo hasta la fecha, aunque están confinados a los mecanismos relativamente ineficientes del metabolismo anaeróbico. En los seres humanos, la glucólisis puede generar grandes cantidades de energía cuando las necesidades musculares de energía rebasan la capacidad del torrente sanguíneo para transportar el oxígeno necesario para mantener las vías aeróbicas. En tales condiciones, se acumula ácido láctico a modo de "deuda de oxígeno" que deberá ser pagada cuando se restablezcan las condiciones normales; llegado ese momento, el ácido

láctico puede convertirse nuevamente en ácido pirúvico para ingresar en las vías aeróbicas normales.

5.31 ¿Los carbohidratos como la glucosa son la única fuente de energía de la célula?

No. La célula, además de azúcares, puede usar proteínas y grasas como combustibles. Las proteínas que van a usarse como combustibles son degradadas a sus aminoácidos constituyentes. Luego, dichos aminoácidos son despojados de su grupo amino durante un proceso llamado **desaminación**. La desaminación puede implicar una oxidación o la transferencia del grupo a un cetoácido. Luego, los productos resultantes pueden ingresar en las vías utilizadas para los carbohidratos. De esta manera, la alanina puede ser desaminada oxidativamente a ácido pirúvico y convertirse en un metabolito para el ciclo de Krebs:



El amoníaco puede ser excretado como tal o bien se combina con CO_2 para formar urea.

Del mismo modo, el ácido glutámico de cinco carbonos puede convertirse en ácido α -cetoglutarico, un intermediario del ciclo de Krebs. Los polisacáridos pueden ser hidrolizados a azúcares simples. En el caso de las grasas, la mayor parte del potencial calórico se localiza en los ácidos grasos unidos al esqueleto de glicerol de la molécula. Dichos ácidos pueden ser separados de los grupos alcohol del glicerol por rompimiento de los enlaces estéricos. Más tarde sufren un proceso denominado p -oxidación, durante el cual se desprenden continuamente del extremo carboxílico de la cadena del ácido graso fragmentos de dos carbonos, los cuales se unen a la coenzima A. El compuesto resultante es la acetil-CoA, que sirve como materia prima en el ciclo de Krebs. Puesto que se generan muchas más moléculas de acetil-CoA durante la degradación oxidativa de las grasas que durante la glucólisis, las grasas son más ricas que los carbohidratos como fuentes de energía.

¿Será posible invertir la glucólisis o el ciclo de Krebs para sintetizar glucosa a partir de los metabolitos formados en esos procesos?

En teoría sí es posible y, de hecho, ocurre en general. Sin embargo, muchos pasos de la glucólisis y del

ciclo de Krebs son casi irreversibles, de modo que se necesitan "desviaciones" para evitar esos pasos irremontables durante la síntesis (**anabolismo**) de sustancias complejas como la glucosa. Un ejemplo de esas modificaciones anabólicas es la conversión de la glucosa-6-fosfato en glucosa libre. El paso inicial de la glucólisis, como el lector recordará, es la fosforilación de la glucosa a glucosa-6-fosfato a expensas de un ATP y con la ayuda catalítica de la hexocinasa o la glucocinasa. No es fácil invertir este paso y se necesita una enzima llamada glucosa-6-fosfatasa para desprender el grupo fosfato y generar glucosa libre. Esta y otras enzimas que se utilizan en los pasos subsecuentes del proceso de inversión forman parte de una vía denominada **gluconeogénesis** ("formación de glucosa nueva"). Las enzimas de la gluconeogénesis son estimuladas por la cortisona y otras hormonas de la corteza suprarrenal; esto explica, al menos en parte, la elevación de la concentración de azúcar en la sangre en momentos de ira o temor, ya que los estados emocionales intensifican la actividad de las glándulas suprarrenales. En general, la gluconeogénesis ocurre en el hígado y los riñones.

5.33 ¿Cómo se sintetizan las proteínas y las grasas dentro de la célula?

Los aminoácidos para la síntesis de proteínas pueden ser resultado de la incorporación de grupos amino a los metabolitos resultantes de la vía glucolítica, del ciclo de Krebs o de otras vías. Luego, se unen gracias a enzimas que promueven la formación de enlaces peptídicos para la síntesis de proteínas.

Las grasas de sintetizan mediante un proceso de dos pasos. El primer paso, de gran importancia y denominado **lipogénesis**, consiste en la formación de un ácido graso de cadena larga. Esto ocurre afuera de la mitocondria e incluye la participación de un complejo multienzimático. El NADPH, una coenzima reducida que participa en diversos procesos de síntesis, desempeña un papel significativo en la generación del ácido graso muy reducido. En el segundo paso, los ácidos grasos se unen a una molécula de glicerol activado para formar un triglicérido mediante el proceso denominado **esterificación**. En ambos fenómenos, los productos del metabolismo de los carbohidratos tienen un importante papel en la promoción de la síntesis. Esto condujo a varios bioquímicos a la conclusión de que las grasas se "forjan" en una "flama" de carbohidratos. En la diabetes ocurre una deficiencia de insulina, el principal regulador del metabolismo de los carbohidratos. Los diabéticos en etapa avanzada no pueden convertir los carbohidratos en grasas y tampoco pueden degradar y oxidar de modo eficiente las grasas. En muchos casos, la muerte de los diabéticos se debe a la acumulación de metabolitos de grasas no oxidados por completo, llamados **cuerpos cetónicos**, ya que incrementan en forma drástica la acidez de la sangre y de los líquidos del cuerpo. Aunque la mayor parte de las vías metabólicas están interconectadas, el puente

entre las transformaciones de los carbohidratos y las grasas es particularmente crucial.

5.34 ¿Qué ventajas obtienen de la endotermia las aves y los mamíferos?

Como la actividad metabólica y la movilidad general de los organismos dependen de la temperatura, las formas de vida de los ectotermos están limitadas por las temperaturas ambientales. Cuando el frío es extremo, se vuelven excesivamente lentos debido a la menor velocidad de sus procesos vitales; al elevarse la temperatura se vuelven cada vez más activos. En cambio, las aves y los mamíferos, por ser endotermos, mantienen una temperatura interna relativamente constante; esto se debe a que adquirieron evolutivamente mecanismos de retención y disipación del calor. Recuérdese que la respiración celular (que consta de glucólisis, ciclo de Krebs y cadena de transporte de electrones) tiene una eficiencia aproximada del 40%. La energía que no se almacena en forma de ATP (60%) se libera en forma de calor, el cual, si es acumulado eficientemente, contribuye al mantenimiento de la temperatura constante de los endotermos. Por consiguiente, las aves y los mamíferos disfrutan el lujo de una forma de vida que no está sujeta a las fluctuaciones extremas de la temperatura ambiente. Como la temperatura corporal de los endotermos se mantiene relativamente alta (de 37 a 40 °C), los niveles de actividad de estos animales se mantienen elevados, lo que les permite tener actividades más intensas de locomoción, búsqueda de alimento, exploración del ambiente, etc. Asimismo, estos animales gozan de mayor flexibilidad al elegir sus habitat, ya que pueden mantener su temperatura interna en varios ambientes. Esto les confiere una ventaja competitiva en su lucha contra otros tipos de organismos.

5.35 ¿Por qué los animales pequeños son mucho más activos que los grandes?

Entre los organismos se observa una tendencia a que las tasas metabólicas específicas varíen en proporción inversa a las dimensiones corporales. La **tasa metabólica específica** es la actividad metabólica por unidad de masa de organismo vivo. Esto es particularmente obvio entre los mamíferos pequeños, en los que el ritmo cardiaco, el consumo específico de oxígeno, la tasa respiratoria, etcétera, son extremadamente elevados. De hecho, existe un límite dimensional inferior en los mamíferos, ya que los organismos demasiado pequeños no podrían obtener suficiente alimento y oxígeno para sostener su intensísima actividad metabólica. Una musaraña (de 3.5 a 5 cm) tiene que consumir casi su propio peso en alimento cada 24 horas simplemente para mantenerse viva.

La relación inversa entre las dimensiones y la tasa metabólica se relaciona con la tendencia de las estructuras a incrementar su volumen o su peso más

rápidamente que su área superficial conforme aumentan sus dimensiones generales. Por ejemplo, en matemáticas se aprende que el volumen de una esfera es proporcional al cubo de su radio, mientras que su superficie es proporcional al cuadrado del radio. Por consiguiente, los cuerpos pequeños tienen un área superficial relativamente mayor que la de los cuerpos voluminosos. Dado que el calor se pierde a través de la superficie y que en ella ocurren también la mayoría de los otros intercambios significativos entre el organismo y su entorno, es obvio que los seres pequeños deben esforzarse más que los seres de mayor tamaño para mantener constantes su temperatura y otras condiciones de equilibrio. Hace muchos años, Rubner postuló la ley de la superficie para explicar esas diferencias relacionadas con las dimensiones corporales. Hoy día sabemos que la situación es aun más compleja de lo que Rubner supuso, ya que la tasa metabólica específica no sólo es función de las razones de superficie/volumen. El hecho de que los organismos más voluminosos tengan una cantidad relativamente mayor de tejidos de sostén menos activos también es significativo en la reducción de la intensidad metabólica de esos seres.

- 5.36 ¿Las diferencias de intensidad metabólica entre los mamíferos de diferentes tamaños sólo se ex-

presan al nivel celular o incluyen controles centrales que operan al nivel orgánico?

Se tienen pruebas de que las células de los tejidos activos de los mamíferos más pequeños tienen mayores concentraciones de algunas enzimas del ciclo de Krebs y de los pigmentos de la cadena de transporte de electrones. Los investigadores han notado una mayor densidad de mitocondrias en los hepatocitos de esos mamíferos pequeños, así como un mayor consumo de oxígeno por unidad de hígado. Sin embargo, el consumo total de oxígeno del animal intacto no equivale a la simple suma del consumo individual de oxígeno de los órganos extirpados, de modo que aún no se define la importancia de estas investigaciones tisulares. Por lo demás, debe ser significativo el papel de factores centrales como las hormonas y el estímulo nervioso, pues los tejidos dotados de un aparato metabólico característico exhiben una amplia variación de respuestas al estar bajo la influencia de hormonas específicas. Es probable que las peculiaridades metabólicas celulares limiten la variabilidad de las respuestas metabólicas, mientras que los mecanismos de control central imponen niveles de actividad específicos.

Problemas complementarios

- 5.37 ¿Cuál es la fuente más importante de la energía que fluye a través del mundo vivo? a) La fotosíntesis. b) Los enlaces químicos, c) Las plantas verdes. d) El Sol.
- 5.38 ¿A qué científico del siglo xviii se concede el crédito de haber derrumbado la teoría flogística y de haber establecido la verdadera índole de las oxidaciones o combustiones químicas y su semejanza con la respiración en los animales? a) Joseph Priestley. b) Antoine Lavoisier. c) Jean Baptiste van Helmont. cf) Gregor Mendel.
- 5.39 Una reacción exergónica es a) una reacción espontánea en la que se desprende energía, b) una reacción constructiva que requiere el consumo de energía. c) una reacción de oxidación, d) una reacción anaeróbica.
- 5.40 Por lo común, las reacciones exergónicas son a) endotérmicas, b) exotérmicas, c) ninguna de las opciones anteriores, d) las dos primeras opciones.
- 5.41 ¿Qué cambio sufre el contenido calórico del sistema durante la combustión de la glucosa?
- 5.42 ¿Cuál es el cambio de energía libre del sistema durante la combustión de la glucosa?
- 5.43 ¿Por qué el cambio de energía libre durante la combustión de la glucosa es mayor que el cambio de contenido calórico?
- a) La pérdida de calor debe sustraerse del cambio total de energía libre.
- b) Casi todas las reacciones de la combustión de la glucosa son reversibles y, por tanto, espontáneas y exergónicas.
- c) El incremento de entropía acrecienta la pérdida térmica del sistema.
- d) Las enzimas relacionadas con la degradación de la glucosa agregan energía libre al sistema.
- 5.44 ¿Cómo almacenan las plantas verdes la energía solar radiante que capturan?

- 5.45 ¿Cuál es la ecuación balanceada de la degradación celular total de la glucosa?
- 5.46 Cuando la glucosa entra en glucólisis por acción de la hexocinasa (glucocinasa), ¿qué compuesto se forma?
- 5.47 ¿Qué sustancia acepta los electrones y los iones de hidrógeno en el único paso oxidativo de la glucólisis?
- 5.48 ¿Cuáles son las dos triosas que se forman por rompimiento de la fructosa-1,6-difosfato durante la glucólisis?
- 5.49 El glucógeno puede ingresar en la vía glucolítica sin necesidad de consumir ATP para la formación de un óster fosfatado de glucosa. ¿Cuál será el rendimiento neto de ATP de la glucólisis si se utiliza glucógeno como sustrato?
- 5.50 ¿Cuál es la ventaja de la glucólisis, dado que sólo extrae una pequeña fracción de la energía disponible en la molécula de glucosa?
- Puede recurrirse a ella en ausencia de oxígeno.
 - Es cíclica, de modo que se requiere menos sustrato.
 - No requiere el consumo de ATP.
 - Consta exclusivamente de reacciones espontáneas.
- 5.51 La lanzadera de pentosas, también llamada vía oxidativa directa para la degradación de glucosa, constituye una alternativa metabólica. ¿Cuál es la ventaja de su prominencia en tejidos en los que la síntesis de lípidos es alta?
- Puede ocurrir en ausencia de oxígeno.
 - Genera el NADPH necesario para esta síntesis.
 - Es más rápida.
 - Recicla el NAD⁺ para la glucólisis.
- 5.52 ¿En qué vía metabólica participan los pigmentos citocrómicos, que contienen hierro? a) Glucólisis. b) Ciclo de Krebs. c) Gluconeogénesis. d) Cadena de transporte de electrones.
- 5.53 ¿Cuál de los componentes de la cadena de transporte de electrones es soluble en lípidos? a) Coenzima Q. b) Flavoproteína. c) Citocromo a. d) FADH₂.
- 5.54 Las células realizan sus constantes e intensivas actividades metabólicas con cantidades relativamente pequeñas de componentes vitales —por ejemplo ATP, NAD⁺, coenzima A, etc.— porque pueden
- omitir las reacciones en las que se requieren tales compuestos.
 - reciclar rápidamente esos compuestos.
 - incurrir en una deuda de oxígeno hasta que se disponga de tales compuestos.
 - utilizar moléculas sustitutivas en vez de esos compuestos.
- 5.55 La principal ventaja que obtienen los homeotermos con la hibernación es que
- elimina la necesidad de una migración estacional.
 - promueve la supervivencia por regeneración celular.
 - disminuye el riesgo de depredación.
 - reduce la necesidad de alimentos.
- 5.56 La Q_{10} es la razón entre la actividad biológica a una temperatura particular y la misma actividad a una temperatura 10 °C más baja. Si la tasa metabólica de un mamífero cualquiera está representada por X a 0 °C, ¿cuál será la tasa metabólica a 20 °C si la Q_{10} es igual a 2?

Respuestas

- | | | | |
|------|------------------------------------|------|--|
| 5.37 | d) | 5.42 | $\Delta G = -686 \text{ kcal/mol}$ |
| 5.38 | b) | 5.43 | c) |
| 5.39 | a) | 5.44 | Enlaces químicos |
| 5.40 | b) | 5.45 | $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{energía}$ |
| 5.41 | $\Delta H = -673 \text{ kcal/mol}$ | 5.46 | Glucosa-6-fosfato |

- 5.47 NAD*
5.48 Fosfogliceraldehído y
fosfato de dihidroxiacetona
5.49 tres ATP
5.50 a)
5.51 b)
5.52 d)
5.53 a)

- 5.54 b)
5.55 d)
5.56 Una Q_{10} de 2 significa hay una duplicación de la actividad metabólica por cada 10 °C de incremento de la temperatura ambiente. Por tanto, a 10 °C la tasa metabólica sería de 2X; a 20 °C sería igual a 2(2X), es decir, 4X.

Fotosíntesis: la reacción fundamental de captación de energía del mundo vivo

6

6.1 REPASO GENERAL

La **fotosíntesis** es el proceso mediante el cual las plantas verdes y otros organismos autótrofos producen moléculas alimenticias complejas, ricas en energía, a partir de componentes más simples en presencia de energía lumínica. En el proceso de fotosíntesis, moléculas pigmentarias específicas capturan fotones (unidades definidas de energía lumínica). Los electrones de esas moléculas pigmentarias son excitados por los fotones absorbidos; después, esos electrones excitados ceden su energía a la célula al descender a su estado basal ordinario. Muchas células utilizan esa energía para reducir el dióxido de carbono a carbohidratos.

La fotosíntesis es la principal reacción endergónica del mundo vivo y se trata de un proceso constructivo en el cual interactúan moléculas de baja energía —como el dióxido de carbono y el agua— para formar carbohidratos de alta energía y, en última instancia, lípidos y proteínas. En esencia, la reacción fotosintética es una inversión del proceso exergónico de la respiración celular.

EJEMPL01 En la respiración se libera energía cuando moléculas como la glucosa ($C_6H_{12}O_6$) se oxidan a CO_2 y

H_2O . La energía liberada se almacena en forma de ATP. La mayor parte del ATP sintetizado durante la respiración se debe a reacciones que ocurren en las mitocondrias. En la fotosíntesis, los sistemas pigmentarios del cloroplasto absorben energía solar, la cual se utiliza en primer lugar para la síntesis de ATP y, en segundo, para formar una molécula de azúcar. Durante el proceso se produce oxígeno gaseoso.

Las longitudes de onda lumínicas útiles para la fotosíntesis representan tan sólo una pequeña fracción del espectro total de las radiaciones electromagnéticas. Al parecer, en las plantas superiores el violeta, el azul y el rojo son los colores más eficaces para la fotosíntesis. Esos colores del espectro visible tienen longitudes de onda que van aproximadamente desde 380 hasta 750 nanómetros (nm). La capacidad de la luz para excitar los electrones se relaciona en mayor grado con su longitud de onda que con la brillantez (intensidad) del haz lumínico. Sólo un pequeño porcentaje de la luz que llega a la planta es efectivamente absorbida. La mayor parte de la luz pasa a través de la planta (se **transmite**) o bien se **refleja** en la superficie de ésta.

El proceso de fotosíntesis consta de una serie de complejas vías metabólicas que pueden resumirse como sigue: una secuencia de reacciones dependientes de la

Cuadro 6-1. Evolución de la teoría fotosintética

Acontecimiento	Fecha
Joseph Priestley prueba que las plantas verdes liberan oxígeno	1771
Jan Ingenhousz demuestra que para el desprendimiento fotosintético de O_2 se necesita luz solar y que este fenómeno sólo ocurre en las partes verdes de las plantas	1779
Nicholas Theodore de Saussure establece que para la producción de azúcar en las plantas se necesita agua	1804
James Clerk Maxwell propone el modelo ondulatorio de la luz, lo que conduce a la idea de que la luz es la fuente última de energía de la fotosíntesis	1864
F. F. Blackman confirma que la fotosíntesis tiene un paso dependiente de la luz β independiente de la temperatura y un paso independiente de la luz y dependiente de la temperatura	1905
C. B. van Niel propone que el O_2 desprendido durante la fotosíntesis se deriva del H_2O y no del CO_2	1930-40
Melvin Calvin y colaboradores utilizan ^{14}C para rastrear la conversión del CO_2 en carbohidratos	1940-50

luz (fase lumínica) produce NADPH y ATP, los cuales sirven más tarde para reducir el CO_2 a un carbohidrato durante la fase "oscura". En la fase lumínica sólo se necesita luz para uno o dos pasos de la secuencia. En el cuadro 6.1 se presentan los puntos clave de las vías fotosintéticas.

6.2 LA FASE LUMÍNICA

En la fase lumínica de la fotosíntesis (Fig. 6.1), diversas moléculas pigmentarias (clorofila *a*, clorofila *b* y carotenoides) del **fotosistema I** absorben un fotón de longitud de onda adecuada, cuya energía es transferida al sitio reactivo de una molécula determinada de clorofila *a*. Un electrón de esa molécula de clorofila *a*, que es excitado a un estado de mayor energía, se combina con una molécula receptora, se desplaza a lo largo de un gradiente de energía libre y, por último, retorna a su estado original. Durante ese proceso se genera una pequeña cantidad de ATP; al igual que en las mitocondrias, se supone que la síntesis de ATP ocurre quimiosmóticamente por generación de un gradiente de H^+ . Dado que el ATP se forma por absorción de luz, la reacción se denomina **fotofofosforilación**. En última instancia, el electrón energizado de la clorofila completa un circuito, de modo que esta vía particular se denomina **fotofofosforilación** cíclica.

pero luego, en vez de retornar a su estado original, se desplazan a lo largo de una cadena que culmina con la coenzima NADP^+ , que convierten en NADPH. Al igual que en la primera vía, en su trayecto hacia el NADP^+ los electrones se desplazan en sentido descendente a través de un gradiente de energía y participan en la generación de ATP. Ambas sustancias —ATP y NADPH— servirán en la fase oscura para reducir el CO_2 a carbohidratos.

Los electrones perdidos por la clorofila y aceptados por el NADP^+ , regresan finalmente a la clorofila gracias a la intervención de un segundo fenómeno lumínico, el cual se efectúa en un sistema pigmentario distinto al que realiza el primero. En este segundo fenómeno lumínico, las moléculas de clorofila del **fotosistema II** absorben luz y transfieren sus electrones excitados a un aceptor, el cual comienza a transportarlos a lo largo de un gradiente de energía hasta el fotosistema I. De ese modo se rellena el "hueco" electrónico del fotosistema I, pero se forma otro hueco en el fotosistema II. Este segundo hueco se llena mediante una reacción en la cual, con la energía de los fotones absorbidos, se rompe agua para formar electrones, H^+ y oxígeno. Estos electrones son absorbidos por las moléculas de clorofila del fotosistema II, que de ese modo recuperan su condición original. El H^+ se desplaza junto con los electrones capturados por el NADP^+ para efectuar la reducción del CO_2 durante la fase oscura; en este proceso se libera O_2 . La vía global de

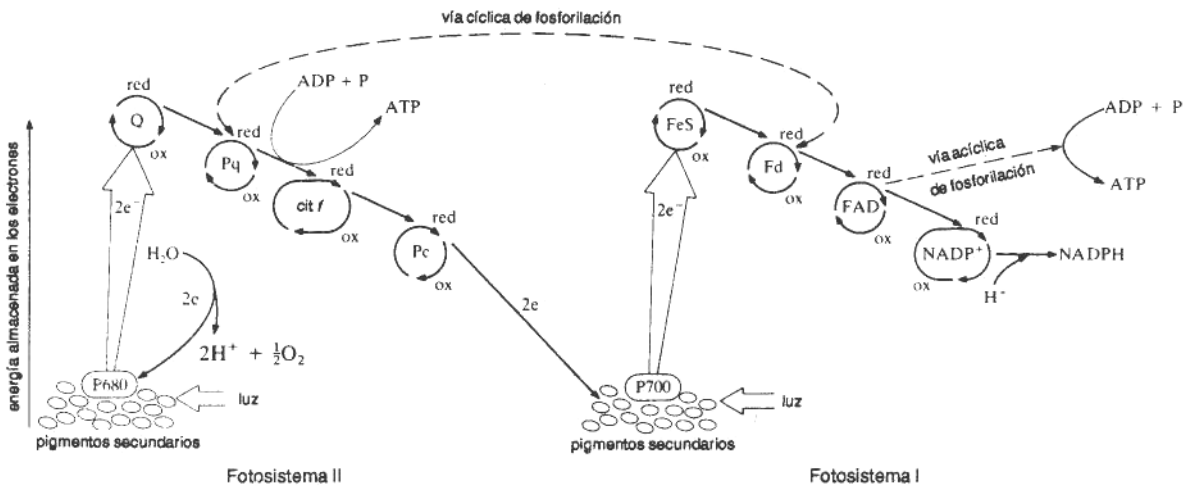


Fig. 6.1 Resumen de la fase lumínica

Los electrones excitados resultantes de la absorción de luz por el fotosistema I disponen de una segunda opción, la cual apareció probablemente en una etapa posterior de la evolución de la fotosíntesis. Esos electrones pueden combinarse con una molécula receptora,

transferencia de los electrones del agua primero hacia el fotosistema II, luego hacia el fotosistema I y por último hacia el NADP^+ , se denomina **fotofofosforilación** acíclica. El tema fotosintético tiene muchas variantes. Es casi seguro que los primeros autótrofos carecieron de la

se sintética oscura. Esos organismos simplemente absorbían energía lumínica, para lo cual usaban moléculas pigmentarias cuyos electrones eran excitados a un estado energético superior, y luego pasaban indirectamente esa energía a otras vías celulares. Asimismo, ciertas bacterias utilizan H₂S en vez de H₂O como fuente de electrones de reemplazo y de H⁺; por tanto, liberan S₂ en vez de O₂.

Para esta reacción no se necesita oscuridad; su nombre se debe exclusivamente al hecho de que es independiente de la luz. Dado que el CO₂ es un compuesto de baja energía, su conversión en un carbohidrato rico en energía representa un salto considerable en la escala energética. Esto se logra mediante una serie de pasos complejos en los que se invierten pequeños fragmentos de energía (Fig. 6.2).

6.3 LA FASE OSCURA (CICLO DE CALVIN-BENSON)

La fase oscura es la vía mediante la cual el CO₂ es reducido a un azúcar. Sus componentes se localizan en el es-

trama del cloroplasto. Para esta reacción no se necesita oscuridad; su nombre se debe exclusivamente al hecho de que es independiente de la luz. Dado que el CO₂ es un compuesto de baja energía, su conversión en un carbohidrato rico en energía representa un salto considerable en la escala energética. Esto se logra mediante una serie de pasos complejos en los que se invierten pequeños fragmentos de energía (Fig. 6.2).

La reacción inicial consiste en la unión de CO₂ a un compuesto de cinco carbonos llamado **bifosfato de ribulosa** (RuBP, del inglés *ribulose biphosphate*). Es muy probable la formación intermedia de un escurridizo compuesto de seis carbonos, que se rompe formando dos moléculas del compuesto de tres carbonos ácido fosfoglicérico (PGA), sustancia que ya vimos al estudiar la glucólisis en el capítulo 5. Luego, las moléculas de PGA son

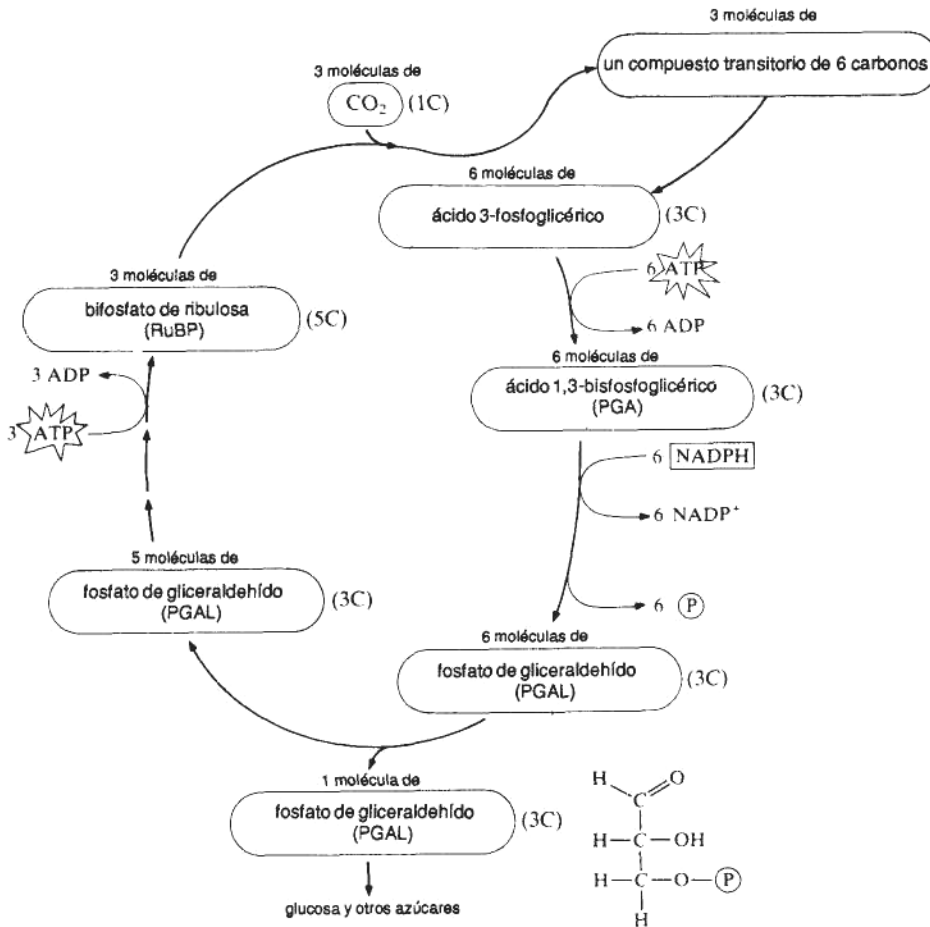


Fig. 6.2 La fase oscura de la fotosíntesis

reducidas al compuesto energético fosfogliceraldehído (PGAL), propiamente un azúcar, el cual es el primer producto final estable de la fotosíntesis.

EJEMPLO 2 En la glucólisis, uno de los pasos críticos es la oxidación del PGAL a ácido difosfoglicérico, en que el NAD^+ funciona como aceptor de electrones. En la fotosíntesis, que es en esencia una inversión de la degradación de carbohidratos representada por la glucólisis, el PGA se reduce a PGAL y el NADPH actúa como donador de electrones. En muchas síntesis reductivas, la coenzima participante es el NADPH , mientras que en las reacciones degradantes para la liberación de energía la coenzima activa suele ser el NAD^+ . Por consiguiente, la razón aritmética entre el PGAL y el PGA debe ser una medida crucial del balance entre la síntesis y la degradación en la célula.

De cada seis moléculas de PGAL producidas, cinco se usarán para formar RuBP nuevo, lo cual significa que hay una continua fijación de CO_2 para su conversión indirecta en PGAL. Aunque la molécula de PGAL restante también puede convertirse en glucosa por inversión de la vía glucolítica usual, lo que sucede es que no se almacena como tal en la célula. Más bien se convierte en un disacárido como la sacarosa o, lo que es todavía más común, se acumula en forma de almidón en el sitio de actividad fotosintética. La célula vegetal también puede transformar el PGAL en los lípidos y las proteínas que necesita.

6.4 FOTORRESPIRACIÓN

La enzima que incorpora CO_2 al RuBP durante los primeros pasos de la fase oscura se denomina **carboxilasa del bifosfato de ribulosa**. En condiciones de baja concentración de CO_2 y alta concentración de O_2 , esta enzima se une al O_2 (en vez de al CO_2) y de esa manera

cataliza la oxidación del RuBP, primero a ácido glicólico y luego a CO_2 en los peroxisomas. Esta degradación oxidativa de un intermediario vital de la fase oscura se denomina **fotorrespiración**. A pesar de que mediante una compleja serie de reacciones la célula puede recuperar buena parte del CO_2 en vez de perderlo, todo parece indicar que la fotorrespiración es un proceso muy poco eficiente. No tiene ninguna utilidad —al menos conocida— para la planta, pero sí reduce el rendimiento de muchos cultivos alimenticios del ser humano. La fotorrespiración ocurre durante los días muy calurosos, soleados y secos, cuando los estomas se cierran para impedir la pérdida de agua y se acumula O_2 en el interior de las hojas. La fotorrespiración abate las concentraciones de O_2 , pero sin beneficio para la planta. La fotorrespiración es inhibida por la vía C_4 .

6.5 VÍA C_4

La **vía C_4** , delineada claramente por M. D. Hatch y C. R. Slack, es una alternativa que sustituye al ciclo de Calvin-Benson de la fase oscura. Este proceso, denominado vía de Hatch-Slack de la fotosíntesis C_4 (Fig. 6.3), se basa en la formación de un compuesto ácido de cuatro carbonos, el ácido oxaloacético, por unión de CO_2 al ácido fosfoenolpirúvico (PEP) de tres carbonos. Al igual que la carboxilasa del RuBP cataliza la carboxilación (fijación de CO_2) del RuBP, una carboxilasa del PEP cataliza la incorporación de CO_2 al PEP.

El ácido oxaloacético resultante de la unión del PEP y el CO_2 tiene varios destinos probables, aunque generalmente es reducido a ácido málico por acción del NADPH . Esa reducción es paralela a la conversión del PGA en PGAL durante el ciclo de Calvin-Benson. El ácido málico va a parar en las células que rodean a los elementos vasculares de diversas plantas: las **células de la vaina de los haces vasculares**. Dichas células son

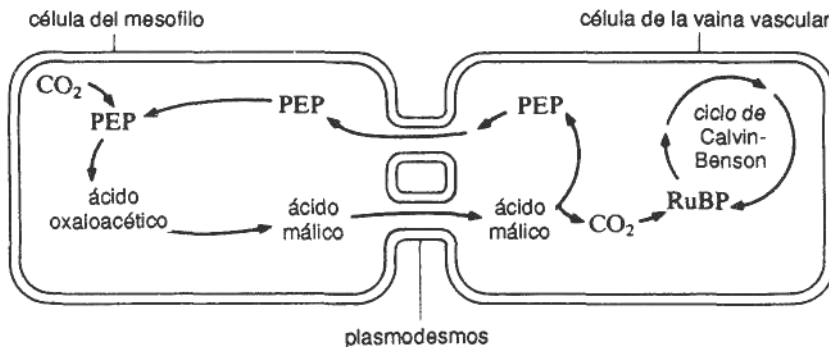


Fig. 6.3

particularmente ricas en almidón, pero carecen de granos (grana).

EJEMPLO 3 Los principales órganos fotosintéticos de las plantas vasculares son las hojas (Fig. 6.4). Las hojas de muchas de las plantas terrestres más conocidas tienen un esbelto tallito, denominado **pecíolo**, al que está unida una ancha y delgada lámina (limbo). Las superficies superior e inferior del limbo (haz y envés, respectivamente) están formadas por tejido epidérmico. Las células epidérmicas están cubiertas por una capa de cera denominada cutícula, la cual suele ser muy gruesa en el haz. Entre las capas epidérmicas superior e inferior puede verse una enorme cantidad de célu-

las parenquimatosas. Estas células de pared delgada, que integran el **mesófilo**, tienen muchísimos cloroplastos y, por tanto, se encargan en gran medida de la actividad fotosintética de la hoja.

Por lo común, el mesófilo se divide en dos capas bien definidas. La capa columnar superior, cuyas células cilíndricas tienen disposición regular, recibe el nombre de **mesófilo en palizada**. Debajo de las columnas del mesófilo en palizada está el **mesófilo esponjoso**, cuyas células tienen disposición irregular. Por todo el limbo de la hoja se observa el sistema ramificante de venas (tubos o haces vasculares) que integra el sistema vascular de la hoja. Cada vena contiene xilema y floema y suele estar rodeada por un denso forro de células de la vaina vascular.

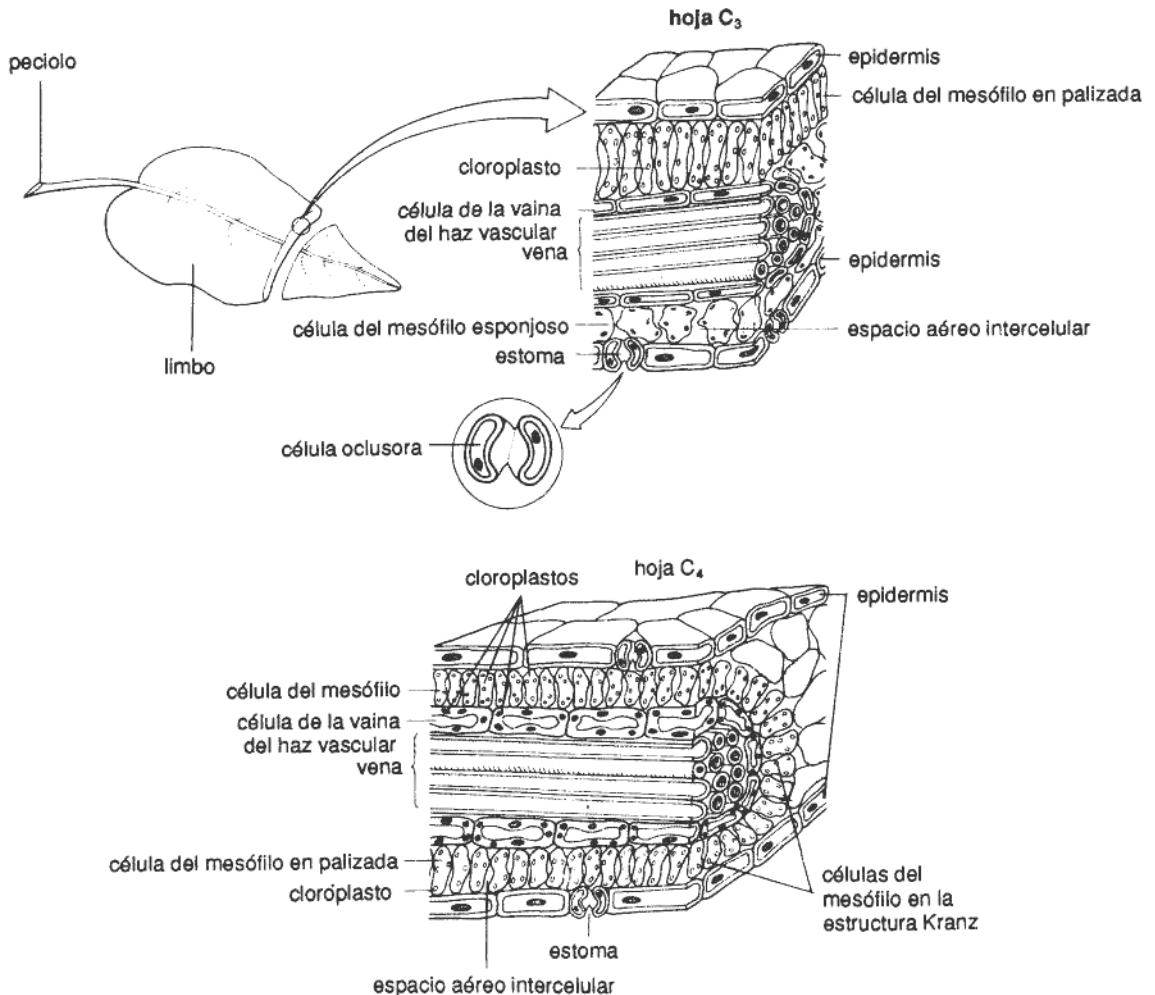


Fig. 6.4 Anatomía de las hojas C₃ y C₄

Como detalle raro, en estas células de la vaina el ácido málico se degrada a CO_2 y PEP. Este último es enviado hacia las células del mesófilo de la hoja, pero el CO_2 se une al RuBP de las células de la vaina e ingresa en el ciclo de Calvin-Benson.

Puesto que el ciclo de Calvin-Benson parece ser el único mecanismo importante de producción de carbohidratos, los investigadores se preguntan por qué existirá un ciclo en el que se forma un intermediario de cuatro carbonos durante la fijación del CO_2 , antes del ciclo de Calvin-Benson ordinario. La respuesta parece encontrarse en el hecho de que las plantas de los ambientes áridos y calurosos, donde la vía de Hatch-Slack es particularmente activa, tienden a mantener casi todo el tiempo sus **estomas** (orificios epidérmicos de las hojas y otras partes de la planta; véase la Fig. 6.4) parcialmente cerrados a fin de impedir la pérdida de agua. Este cierre disminuye la entrada de CO_2 y posiblemente representa un obstáculo contra la actividad fotosintética. Quizá la vía C_4 , mecanismo que permite fijar CO_2 y transportarlo a una posición más profunda en la hoja, funciona como un "resumidero" que retiene el CO_2 y garantiza su disponibilidad para el ciclo de Calvin-Benson. Por otra parte, cabe destacar que la carboxilasa del PEP se fija al CO_2 más ávidamente que la carboxilasa del RuBP, sobre

todo cuando la concentración de CO_2 es baja y la de O_2 es alta. Esto asegura que las concentraciones de CO_2 libre en las células del mesófilo siempre sean bajas y que, por tanto, el CO_2 del medio circundante tienda a entrar en la hoja al abrirse los estomas. Por tanto, la vía de Hatch-Slack parece ser un mecanismo de supervivencia de las plantas que evolucionaron en climas cálidos y secos.

6.6 ESTRUCTURA Y FUNCIONES DEL CLOROPLASTO

Las membranas externa e interna del cloroplasto (Fig. 6.5) tienen formas compatibles y se encuentran muy próximas entre sí. La porción no estructurada del espacio delimitado por la membrana interna, que está lleno de líquido, se denomina **estroma**. Dentro del estroma se localiza el **sistema de la membrana tilacoidea**. Este último es una red de conductos que en distintos puntos forma **granos** (grana), es decir, pilas de sacos o discos aplanados (tilacoides). Los componentes de la fase lumínica se encuentran fuertemente unidos a la membrana tilacoidea (Fig. 6.6), y están al alcance de las moléculas presentes en el estroma, donde ocurren las reacciones del ciclo de Calvin-Benson.

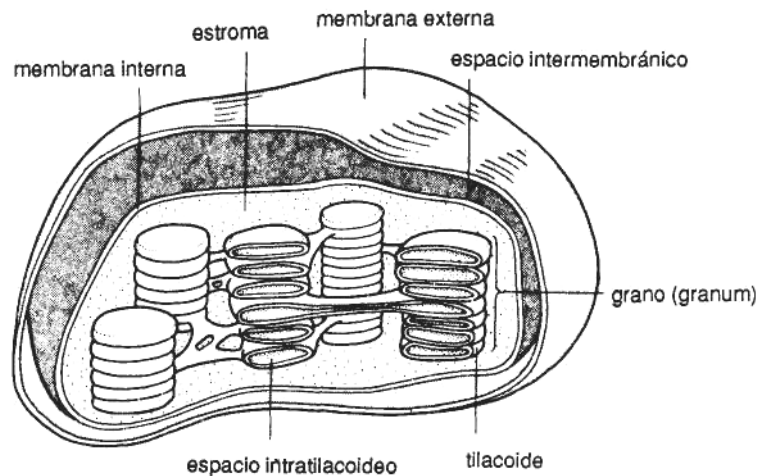


Fig. 6.5 Estructura del cloroplasto

Se cree que un sistema quimiosmótico se encarga de la generación de ATP durante la fase luminica. Los protones son bombeados hacia el compartimiento tilacoideo interno y, a consecuencia de ello, se forma un gradiente protónico entre el espacio tilacoideo interno y el estroma externo. Puede haber una diferencia hasta de 4 unidades de pH entre esos dos compartimientos. En

la actualidad se piensa que los iones H^+ tienden a emigrar hacia afuera del espacio tilacoideo gracias a un sistema de sintetasa del ATP adherido a la membrana tilacoidea. La energía del gradiente electroquímico sirve para generar ATP en un sitio específico del complejo, denominado **región CF_1**

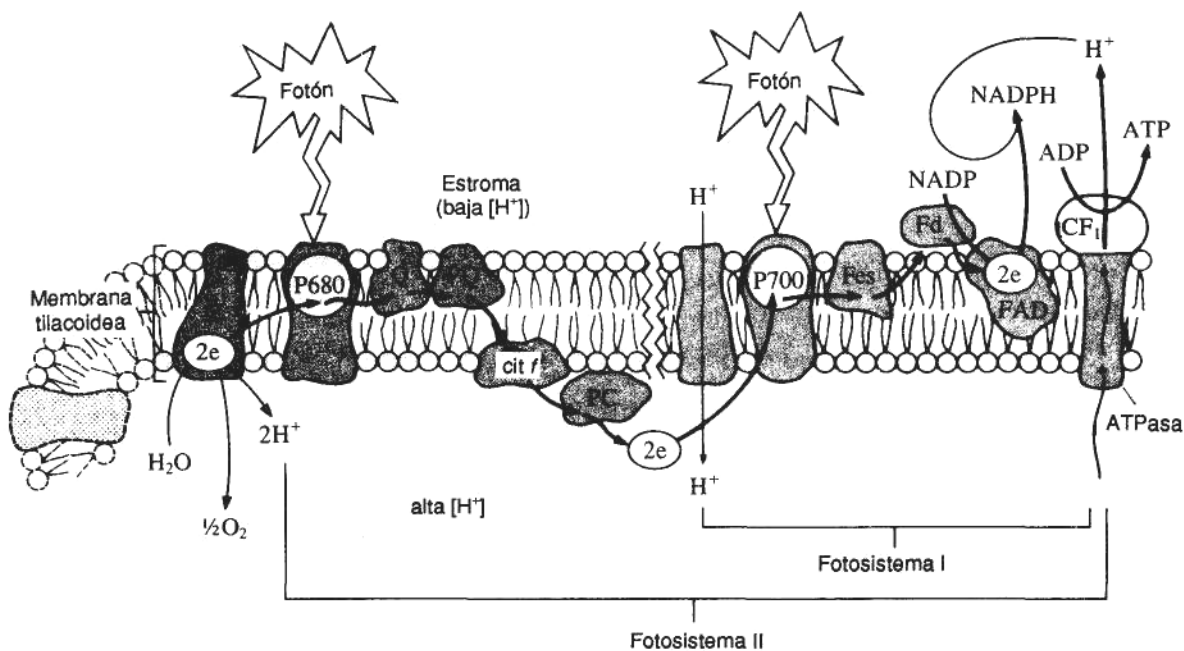


Fig. 6.6 Estructura del aparato tilacoideo

Problemas resueltos

6.1 Critique el siguiente enunciado: las plantas fotosintetizan y en cambio los animales respiran.

Esta afirmación es incorrecta. Tanto las plantas como los animales respiran, ya que este mecanismo es su principal fuente de energía para las funciones vitales. Por otra parte, sólo las plantas pueden realizar la fotosíntesis. Los componentes del aparato fotosintético se encuentran inmersos en el cloroplasto, mientras que los principales pasos de la respiración

ocurren en el interior de las mitocondrias. Por tanto, ambos procesos pueden ocurrir simultáneamente en cualquier célula vegetal, pues la compartimentación de dichas funciones impide que una interfiera a la otra. En el proceso fotosintético están presentes muchas de las secuencias de las vías respiratorias; esto sugiere una estrecha asociación evolutiva entre ambos procesos. El balance entre la respiración y la fotosíntesis determina si habrá absorción neta de O_2 o de CO_2 en cada región particular de la planta.

6.2 ¿Cuál es la historia del avance de nuestro conocimiento acerca del proceso fotosintético?

En 1771, Joseph Priestley, pastor inglés a quien se otorga el crédito de haber descubierto el oxígeno, demostró que en pocos días una planta verde podía "sanar" el aire que había sido "dañado" por una vela encendida. Sin percatarse de ello, Priestley había demostrado que las plantas verdes producen O₂ durante la fotosíntesis y que ese desprendimiento de O₂ contrarresta el consumo respiratorio de este gas dentro del mundo vivo.

En 1779, Jan Ingenhousz publicó sus investigaciones, con las cuales demostraba que la luz del Sol es necesaria para el desprendimiento de oxígeno durante la fotosíntesis y que este proceso ocurre solamente en las partes verdes de la planta. En 1804, el científico suizo Nicholas Theodore de Saussure demostró que el agua es indispensable para que las plantas verdes produzcan azúcar.

Más tarde, en el siglo XIX, James Clerk Maxwell propuso el modelo ondulatorio de la luz, lo que llevó a la conclusión de que la energía usada en la fotosíntesis proviene de la luz visible absorbida.

Durante la primera década del presente siglo, F. F. Blackman demostró que la fotosíntesis es un proceso doble. La primera serie de reacciones (fase luminica) depende de la luz pero es independiente de la temperatura, mientras que la segunda secuencia (fase oscura) no requiere luz pero depende notablemente de la temperatura.

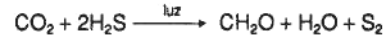
Durante la década de 1930, C. B. van Niel efectuó experimentos que sugirieron que el oxígeno desprendido durante la fotosíntesis proviene del agua y no del dióxido de carbono, como se había creído hasta entonces (Prob. 6.3).

En la década de 1940 se utilizó un isótopo radiactivo especial del carbono, el ¹⁴C, para rastrear el destino del CO₂ marcado con dicho isótopo. A finales de esa década, Melvin Calvin y su grupo utilizaron ¹⁴C para dilucidar los mecanismos asociados con la conversión de CO₂ en carbohidratos: una vía denominada actualmente ciclo de Calvin-Benson.

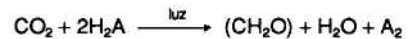
Las investigaciones contemporáneas están centradas en la naturaleza de los portadores que participan en la fotofosforilación acíclica, en la relación entre el gradiente protónico dentro de los compartimientos del cloroplasto y la formación de ATP y en la ultraestructura exacta del aparato de la membrana tilacoidea.

6.3 Algunas bacterias degradan H₂S en vez de H₂O durante la fotosíntesis, de modo que despiden azufre. Fue durante sus investigaciones acerca de estas bacterias cuando van Niel se percató de que el oxígeno desprendido por las plantas superiores durante la fotosíntesis proviene del agua. En opinión del lector, ¿qué razonamiento condujo a van Niel a esa conclusión?

Antes de que van Niel propusiera su teoría en la década de 1930, los fisiólogos vegetales pensaban que el oxígeno desprendido era el del CO₂, mientras que el carbono de este compuesto se unía al agua para formar un carbohidrato. Con base en sus estudios sobre las bacterias, van Niel puso en tela de juicio tal interpretación y propuso la siguiente ecuación:



Como puede verse, el S₂ desprendido proviene de la molécula de H₂S. Puesto que en las plantas superiores el H₂O tomó el lugar del H₂S, resulta lógico suponer que el O₂ proviene de la molécula de H₂O y no del CO₂. En la misma vena, dado que no hay oxígeno en el H₂S, el oxígeno incorporado en los carbohidratos de las bacterias debe provenir del CO₂; por ende, lo más probable es que también en las plantas superiores provenga del CO₂. Con esa base teórica, van Niel supuso que una variedad de compuestos similares al H₂O y al H₂S pueden aportar los hidrógenos necesarios para la reducción del CO₂. Entonces, la ecuación general de la fotosíntesis podría ser:



En todas las plantas superiores, el agua es la fuente de los equivalentes reductores (electrones y H⁺) para el CO₂, mientras que su oxígeno se libera.

La proliferación de los organismos fotosintéticos hace más de 2000 millones de años dio por resultado la revolución del oxígeno; es decir, la aparición de grandes cantidades de oxígeno libre en la atmósfera. Aunque el oxígeno es tóxico para muchos organismos, su presencia favoreció el desarrollo de las vías aeróbicas entre los oportunistas sobrevivientes, las cuales permitieron a estos obtener mucha más energía a partir de la degradación de las moléculas combustibles orgánicas.

6.4 Enumere las características básicas de un fotosistema y explique en qué se diferencia el fotosistema I del fotosistema II.

Ambos fotosistemas están integrados por conjuntos de pigmentos íntimamente asociados con la membrana tilacoidea. Cada fotosistema contiene hasta 400 macromoléculas formadas por clorofila a, clorofila b y pigmentos carotenoides. En ciertas algas se encuentran otros tipos de clorofila. El centro efectivo de reacción de ambos fotosistemas es una molécula de clorofila a, la cual puede ser excitada al absorber un fotón de longitud de onda adecuada. Las muchas moléculas pigmentarias que rodean al sitio reactivo funcionan a modo de antenas en la absorción de la luz y transmiten la energía del fotón a la clorofila a del centro de reacción. Luego, un electrón de esta última pasa a un nivel de energía superior y se adhiere a una molécula aceptara. Esto hace que la clorofila a del centro activo tenga un electrón de menos. Lo que acontece a partir de ese momento se estudia en el siguiente problema resuelto.

En el fotosistema I, la molécula de clorofila *a* tiene su máxima absorción a 700 nm y se denomina pigmento 700 (P700). En el fotosistema II, la clorofila *a* central absorbe óptimamente a 680 nm y, por tanto, se llama pigmento P680.

Es probable que el fotosistema II, el cual participa en la fotofosforilación acíclica, haya evolucionado mucho después de que el fotosistema I quedó establecido. En el fotosistema I se realizan por igual las fotofosforilaciones cíclica y acíclica.

6.5 ¿En qué se diferencia la fotofosforilación cíclica de la fotofosforilación acíclica?

En la fotofosforilación cíclica, en la cual participa el fotosistema I, un electrón del P700 es excitado a un nivel superior de energía y se adhiere a una enzima receptora especializada (FeS), como se muestra en la figura 6.1. Enseguida, ese electrón desciende a través de un gradiente de energía que incluye una serie de portadores redox y que lo conduce, en última instancia, a su estado original. Aunque cada paso es exergónico y hay liberación de energía libre, la célula emplea sólo uno de los pasos [de la plastoquinona (PQ) al citocromo *f*] para la producción de ATP. Dado que en este proceso se completa un ciclo, es adecuado llamarlo fotofosforilación cíclica. Quizá representa el mecanismo más antiguo de almacenamiento, dentro del ATP, de la energía lumínica capturada.

En la fotofosforilación acíclica también un electrón excitado del P700 se eleva a un nivel energético superior y es atrapado por el FeS. Pero después de ser transferido a la ferredoxina (Fd), el electrón, con la mayor parte de su energía aún intacta, pasa al NADP⁺ y forma NADP reducido. En última instancia, el P700 recupera el electrón perdido cuando se lo regresa el segundo fenómeno lumínico, en el cual se energiza una molécula de P680 cuyos electrones excitados pasan primero a la Q aceptara y luego, a través de un gradiente de energía, al P700. ¿Pero qué sucede ahora con la deficiencia de electrones del P680? La absorción de luz por el P680 está asociada con el rompimiento de H₂O, efectuado por un complejo enzimático denominado Z y durante el cual se forman 1/2 O₂, 2 e⁻ y 2 H⁺. Los electrones liberados restablecen la condición original del P680, los iones H⁺ son transferidos con el NADP para efectuar la reducción del CO₂ durante la fase oscura y el O₂ se libera en forma de gas. Debido a que el diagrama de la trayectoria total de la fosforilación acíclica tiene forma de Z, en algunas publicaciones esta vía se denomina **vía Z**.

6.6 El **espectro de acción** es una gráfica en la cual se muestra la eficiencia de la actividad fotosintética en las diversas longitudes de onda de la luz; un **espectro de absorción** es la gráfica que muestra el grado en que las distintas longitudes de onda de la luz son absorbidas por una sustancia determinada. ¿Por qué el espectro de acción

de la fotosíntesis (Fig. 6.7) es distinto del espectro de absorción de la clorofila *a* si este pigmento debe ser excitado para iniciar el proceso fotosintético?

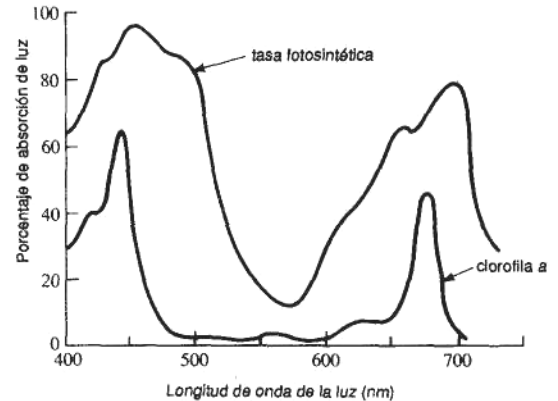


Fig. 6.7 Espectros de acción y de absorción

Si la clorofila *a* fuese el único pigmento que participara en la captura de electrones, el espectro de acción debería coincidir con la absorción efectiva de luz (**espectro de absorción**) por dicho pigmento. Sin embargo, en cada fotosistema hay una variedad de pigmentos secundarios que abren la posibilidad de que ocurra fotosíntesis, incluso cuando la clorofila *a* no absorbe directamente la luz. Otras clorofilas, al igual que los pigmentos carotenoides, pueden absorber luz conforme a sus espectros de absorción y transmitir la energía adquirida, a lo largo de una cadena de pigmentos del fotosistema, hasta la clorofila *a* del centro de reacción. Esta es la razón por la que incluso las luces cuyas longitudes de onda corresponden al amarillo y al verde pueden servir para la fotosíntesis a pesar de que son mucho menos eficaces que las luces roja o azul.

6.7 Se calcula que, de la luz total que incide sobre un maíz, sólo el 0.1% puede usarse para la fotosíntesis. ¿A qué se debe esto?

La mayor parte de la luz no es utilizable debido a los aspectos geométricos de las superficies vegetales expuestas. Cuando la luz incide sobre la planta existen tres alternativas: 1) La luz atraviesa las células, sobre todo en el caso de las algas que son unicelulares o cuyas células están dispuestas en capas muy delgadas. Esta luz se denomina luz transmitida;

cuando la clorofila a se encuentra en solución, la luz transmitida que la atraviesa se ve de color verde. Esto sugiere que la luz verde es una longitud de onda inútil para la fotosíntesis, ya que no es absorbida. 2) La luz incide en la superficie y rebota como **luz reflejada**. La luz reflejada por una superficie vegetal que contiene cloroplastos o por una solución de clorofila a, también es de color verde. 3) La luz es absorbida y excita electrones que pasan a niveles de energía superiores.

Si se cumplen todas las condiciones necesarias para la actividad fotosintética, la luz absorbida por los fotosistemas sirve para efectuar trabajo útil dentro de la planta. Por otra parte, cuando los fotosistemas de la planta capturan más luz de la que puede utilizarse en las vías fotosintéticas, parte de la energía lumínica se pierde en forma de calor, pero el resto se reemite al exterior en una longitud de onda más larga (de menos energía). Esta reemisión de luz se llama **fluorescencia**. Por lo regular, la fluorescencia de las soluciones de clorofila se ve como luz roja.

- 6.8 ¿En qué se parecen a la glucólisis las reacciones del ciclo de Calvin-Benson?

Ambas vías ocurren en el espacio no membranoso de un organelo. En el caso de la glucólisis, las enzimas son solubles y están asociadas con el citoplasma en vez de estar dispuestas a lo largo de una estructura membranosa. En el ciclo de Calvin-Benson las enzimas también son solubles y se encuentran en el estroma no estructurado del cloroplasto. En ambos procesos, un equilibrio entre el PGA y el PGAL es la clave de las tasas relativas. En cada proceso ocurren pasos similares, aunque con una marcada diferencia en el sentido de la reacción.

- 6.9 A principios de la década de 1940, Samuel Rubín y Martin Kamen pusieron a disposición de la comunidad científica un isótopo radiactivo del carbono (^{14}C). ¿Cómo supone el lector que Calvin y Benson pudieron dilucidar los pasos de la fase oscura mediante esa herramienta de investigación?

Calvin y sus colaboradores usaron este isótopo para marcar el carbono del CO_2 que estaban estudiando. Al detener la reacción fotosintética en diversos momentos y determinar cuáles metabolitos contenían el ^{14}C , pudieron rastrear los intermediarios formados durante la fase oscura. Si paraban el proceso segundos después de haber introducido el $^{14}\text{CO}_2$, sólo los primeros compuestos del ciclo estaban marcados con el ^{14}C . Pero si aguardaban un tiempo apreciable, la variedad de sustancias marcadas era mayor. Así descubrieron que el PGA es uno de los primeros intermediarios, pero también que el primer producto estable de la reacción, que se acumulaba con el tiempo, era el PGAL. Aunque muchos de los pasos Intermedios ya fueron dilucidados, aún no se sabe con certeza cuál es el compuesto de seis carbonos resultante de la unión del CO_2 y el RuBP.

- 6.10 A principios del presente siglo, los anatomistas vegetales se percataron de que las plantas con semilla originarias de climas cálidos y secos tenían, en vez de mesófilo en palizada, un anillo de células del mesófilo alrededor de las células de la vaina de los haces vasculares. La disposición de tales células semeja una corona, de modo que se dio el nombre de **Kranz** (corona, en alemán) a esa estructura (Fig. 6.4). Este anillo de células Kranz exhibe un alto nivel de actividad C_4 . ¿Cuál cree el lector que sea la función de la estructura Kranz?

En condiciones de alta temperatura y cuando hay riesgo de sufrir pérdida de agua, los estomas de las plantas desérticas permanecen cerrados durante largos periodos. Conforme el CO_2 se agota debido a la fotosíntesis, sus concentraciones en el interior de la hoja descienden al mismo tiempo que se elevan las concentraciones de O_2 . (El O_2 es un producto de desecho de la fotosíntesis.) Esta situación promueve el consumo antieconómico de RuBP por fotorrespiración, proceso que equivale literalmente a reliberar sin ganancia el CO_2 . Sin embargo, las células del mesófilo que rodean a los haces vasculares se caracterizan por realizar la fotosíntesis C_4 . Es decir, pueden fijar el CO_2 y formar un intermediario C_4 . Más tarde, el intermediario C_4 que se sintetiza en las células del mesófilo pasa a las células de la vaina vascular, donde cede su CO_2 al ciclo de Calvin-Benson que ahí opera. La anatomía tipo Kranz optimiza el contacto entre las células del mesófilo y las de la vaina vascular y, por tanto, incrementa al máximo el bombeo de CO_2 hacia las células de los haces vasculares, de modo que la fotosíntesis prosigue hasta en las condiciones adversas de un ambiente cálido y árido. Se trata, en esencia, de un mecanismo estructural que, por segregación del paso de captura de CO_2 respecto al proceso de síntesis de carbohidratos, mantiene la eficiencia fotosintética de la planta.

El maíz, que a pesar de crecer en climas templados tuvo como ancestros plantas desérticas, posee anatomía tipo Kranz; lo mismo ocurre con la caña de azúcar y con esa perenne plaga de los prados: la grama.

- 6.11 Compare la ultraestructura y el funcionamiento del cloroplasto con los de la mitocondria.

En muchos aspectos, los fenómenos químicos asociados con la ultraestructura de las mitocondrias son paralelos a los que ocurren dentro del cloroplasto: ambos organelos poseen membrana doble; tienen una cadena de transporte de electrones asociada con la membrana, en la cual están embebidos pigmentos como los citocromos; y cuentan con un complejo aparato quimiosmótico para la formación de un gradiente electroquímico de iones H^+ entre dos compartimientos del organelo. El movimiento subsecuente de los iones H^+ a través de un complejo

enzimático, libera la energía de estos y da por resultado la formación de ATP. Empero, en el cloroplasto la membrana interna no está ni plegada ni muescada, sino que tiende a mantenerse cerca de la membrana externa. En este caso, un tercer sistema membranoso forma una serie de intrincadas vesículas membranosas: el sistema de la membrana tilacoidea. Precisamente a través de esta membrana se

forma el gradiente de H^+ . La energía de este gradiente electroquímico sirve para generar ATP en un sitio específico del complejo, denominado región CF₁. Dicha región es análoga a la región f₁ de la membrana mitocondrial interna, la cual participa de igual manera en la formación de ATP a partir del flujo de protones. Se supone que los aparatos quimiosmóticos de esos dos organelos tuvieron un mismo origen evolutivo.

Problemas complementarios

- 6.12 ¿Qué nombre reciben los organismos que sintetizan su propio alimento a partir de sustancias químicas sencillas?
- 6.13 La "revolución del oxígeno" consistió en a) la formación de óxidos metálicos a partir de ácidos orgánicos, b) la formación de oxígeno libre en la atmósfera como resultado de la fotosíntesis, c) la muerte de Lavoisier durante la revolución francesa. d) el origen del ciclo de Krebs. e) ninguna de las opciones anteriores.
- 6.14 El oxígeno fotosintético es resultado de la degradación de CO₂.
a) Verdadero, b) Falso
- 6.15 La luz se desplaza en forma de paquetes individuales de energía llamados *fonones*.
a) Verdadero, b) Falso
- 6.16 El color verde de la clorofila indica que la luz verde es la longitud de onda más eficiente en términos de actividad fotosintética.
a) Verdadero. b) Falso
- 6.17 Van Niel utilizó ¹⁴C para demostrar que el H₂O es la fuente del oxígeno desprendido durante la fotosíntesis.
a) Verdadero, b) Falso
- 6.18 La clorofila a es el centro de reacción de los fotosistemas I y II.
a) Verdadero, b) Falso
- 6.19 Sólo la luz absorbida es útil para la fotosíntesis,
a) Verdadero, b) Falso
- 6.20 ¿Es más larga a) la longitud de onda de la luz azul o b) la longitud de onda de la luz roja?
- 6.21 ¿Es mayor a) la energía de la luz azul o b) la energía de la luz roja?
- 6.22 ¿Es más grande a) el peso molecular de la clorofila a o b) el peso molecular del RuBP?
- 6.23 ¿Produce un mayor número de moléculas de NADPH a) la fotofosforilación cíclica o b) la fotofosforilación acíclica?
- 6.24 ¿Es mayor a) la energía de los enlaces del PGA o b) la energía de los enlaces del PGAL?
- 6.25 Aun después de ser extraída de las hojas, la clorofila puede absorber luz, pero la reemite poco después en un nivel de energía inferior. Este fenómeno, que también ocurre en grado limitado en la hoja intacta, se denomina a) fosforescencia, b) fluorescencia, c) corrimiento hacia el rojo, d) fotorrespiración. e) ninguna de las opciones anteriores.
- 6.26 El P700 a) se encuentra en el fotosistema I. b) es una forma de clorofila a. c) es el centro de reacción del fotosistema I. d) todas las opciones anteriores, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 6.27 Pigmentos como la ferredoxina y la plastocianina son exclusivos de la fotofosforilación, pero los pigmentos que participan por igual en la fotofosforilación y en la cadena respiratoria de transporte de electrones son a) los citocromos. b) las flavoproteínas. c) las coenzimas Q. d) a y b. e) b y c.
- 6.28 Es probable que la fotofosforilación cíclica represente un mecanismo fotosintético más antiguo y primitivo que otros.
a) Verdadero, b) Falso.
- 6.29 La fijación del carbono (unión del CO₂ a un compuesto orgánico) ocurre durante la fase lumínica.
a) Verdadero, b) Falso.
- 6.30 El "hueco" electrónico formado durante la fotofosforilación acíclica se llena con un electrón proveniente

- del fotosistema II.
a) Verdadero, b) Falso.
- 6.31 En última instancia, los electrones y los iones H^+ necesarios para la reducción del $NADP^+$ durante la fase inicial de la fotosíntesis son resultado del rompimiento de agua.
a) Verdadero, b) Falso.
- 6.32 Todo el oxígeno que se desprende durante la fotosíntesis proviene del agua que se rompe en la fase lumínica.
a) Verdadero, b) Falso.
- 6.33 Los granos son pilas de tilacoides.
a) Verdadero, b) Falso.
- 6.34 Un gradiente de iones de hidrógeno formado entre el espacio tilacoideo y el estroma del cloroplasto aporta la energía necesaria para la síntesis de ATP durante la fotofosforilación.
a) Verdadero, b) Falso.
- 6.35 En el ciclo de Calvin-Benson, cinco de las seis moléculas de PGAL resultantes de las tres vueltas del ciclo se utilizan para a) la formación de azúcar. b) la formación de más RuBP. c) a y b. d) ninguna de las opciones anteriores.
- 6.36 La fotorrespiración consiste en la oxidación de a) PGA. b) RuBP. c) clorofila a. d) a y b. e) ninguna de las opciones anteriores.

Respuestas

- | | | | | | |
|------|------------|------|----|------|----|
| 6.12 | Autótrofos | | | | |
| 6.13 | b) | 6.19 | a) | 6.25 | b) |
| 6.14 | b) | 6.20 | b) | 6.26 | d) |
| 6.15 | a) | 6.21 | a) | 6.27 | d) |
| 6.16 | b) | 6.22 | a) | 6.28 | a) |
| 6.17 | b) | 6.23 | b) | 6.29 | b) |
| 6.18 | a) | 6.24 | b) | 6.30 | a) |
| | | | | 6.31 | a) |
| | | | | 6.32 | a) |
| | | | | 6.33 | a) |
| | | | | 6.34 | a) |
| | | | | 6.35 | b) |
| | | | | 6.36 | b) |

La naturaleza del gen

7.1 EL CONCEPTO DEL PROCESAMIENTO DE INFORMACIÓN EN LA CÉLULA

Las complejas actividades de las células individuales, al igual que las de los organismos pluricelulares, son controladas y guiadas por un conjunto de instrucciones (genes) almacenadas en los cromosomas. En esencia, esas instrucciones contienen información para la síntesis de proteínas específicas. Dado que las proteínas constituyen tanto la citoestructura básica como las enzimas que dirigen el metabolismo, la naturaleza de las proteínas sintetizadas determinará las características estructurales y funcionales de la célula o el organismo.

La **biología molecular** contemporánea se centra en: 1) cómo la información está ordenada (codificada) en el cromosoma, 2) cómo se procesa la información, 3) cómo se reproducen a sí mismas las instrucciones cada vez que la célula se divide, de modo que cada una de las células cuente con una copia de éstas y 4) cómo puede modificarse la información para generar nuevas instrucciones. La regulación y el control de cada una de estas transacciones de información constituyen otro aspecto más de la biología molecular, disciplina que nos permite conocer la vida al facilitarnos la comprensión de las funciones que desempeñan las macromoléculas.

Hoy se sabe que las propiedades de una sola molécula, el DNA, pueden explicar en su totalidad los fenómenos de codificación, procesamiento, replicación y modificación (mutabilidad) de la información. El DNA es algo así como un plano que dirige el destino de la célula a lo largo de su vida. En cierto sentido, también es la sustancia de la inmortalidad, ya que es el DNA lo que se transmite de una generación a la siguiente para conservar la continuidad genética entre progenitores y descendientes. En algunos virus, el RNA, sustancia muy parecida al DNA, se encarga de la función coordinadora central.

A semejanza de un molde para el vaciado de bronce, el DNA crea una molécula mensajera de estructura complementaria a la suya en vez de sintetizar directamente las proteínas. La necesidad de utilizar un

mensajero radica en la importancia del DNA, el material génico básico, y en los peligros existentes en el citoplasma, lugar donde ocurre la síntesis proteínica. Aunque el DNA es una macromolécula relativamente estable y de gran resistencia, puede ser degradada por enzimas llamadas **DNAsas** o alterada por cambios en su ambiente inmediato. De la misma manera que un general no toma parte directamente en las batallas, también el DNA (en los eucariotes) permanece detrás de las líneas de la membrana nuclear, lugar protegido desde el cual puede enviar una, ninguna o muchas copias de la molécula mensajera que sintetiza una proteína específica.

La producción de moléculas mensajeras a partir del molde de DNA recibe el nombre de **transcripción**. La molécula mensajera es una clase especial de RNA llamada **RNA mensajero (mRNA)**. Posteriormente, el mRNA se reúne con los ribosomas y con algunas otras moléculas secundarias del citoplasma para sintetizar una proteína. Este último paso se denomina **traducción**. Entonces, la información especializada (código) para el ensamblaje de los aminoácidos que integran una proteína, se transcribe primero del DNA a una "cinta" de RNA y después se traduce en una proteína. En sí, el DNA se replica cada vez que la célula se divide para que la información pase de una generación a la siguiente.

Se necesita un alto grado de fidelidad en los procesos de codificación de la información, de transmisión de la información hasta que ocurre el ensamblaje de la proteína y de reproducción del DNA completo. Si el mensaje se maltrata en cualquiera de esas etapas, no habrá coherencia al sintetizar las proteínas. Con todo, es posible cierta modificación del mensaje, pero siempre dentro de los límites impuestos por la naturaleza del aparato de información. Las alteraciones físicas de la subestructura del DNA provocan cambios en la secuencia codificada. Estos cambios, llamados **mutaciones**, son sucesos relativamente raros que originan secuencias genéticas nuevas, las cuales serán puestas a prueba en el transcurso de las modificaciones evolutivas. El sexo baraja los naipes; las mutaciones agregan nuevos naipes a los existentes.

7.2 EN BUSCA DE LAS BASES QUÍMICAS DE LA HERENCIA

DESCUBRIMIENTO DE LAS FUNCIONES DE LOS CROMOSOMAS Y DEL DNA

A! mismo tiempo que Gregor Mendel (Cap. 9) realizaba sus experimentos genéticos con el chícharo de olor (1865-1870), el joven bioquímico suizo Friedrich Miescher estaba aislando, primero del núcleo de células de pus y posteriormente de huevos de pez, una sustancia hasta entonces desconocida. Miescher llamó **nucleína** a esta sustancia ácida. Más adelante, se le dio el nombre de **ácido nucleico** debido a sus propiedades y Idealización. Esa sustancia viscosa, que con gran dificultad extraía

Miescher de los malolientes vendajes, impregnados de pus, que les quitaba a los pacientes de un hospital, era en realidad DNA: la misma sustancia que constituía los genes de las cruces de Mendel y que sirve de base a !-biología molecular moderna.

En 1882, Walther Flemming tiñó los cromosomas de células en mitosis (Cap. 8) y describió el complejo proceso de división celular que mantiene la constancia del número cromosómico. Poco después, Theodor Boveri describió el proceso meiótico, cuyo resultado es la reducción precisa del número cromosómico de dos juegos (2n) a uno (n), durante la formación de los gametos (óvulos y espermatozoides). A pesar de la importancia —aparentemente obvia— de los cromosomas en la vida de la célula y en los mecanismos de la herencia, la mayoría de los biólogos no reconocieron su importancia sino hasta 1918,

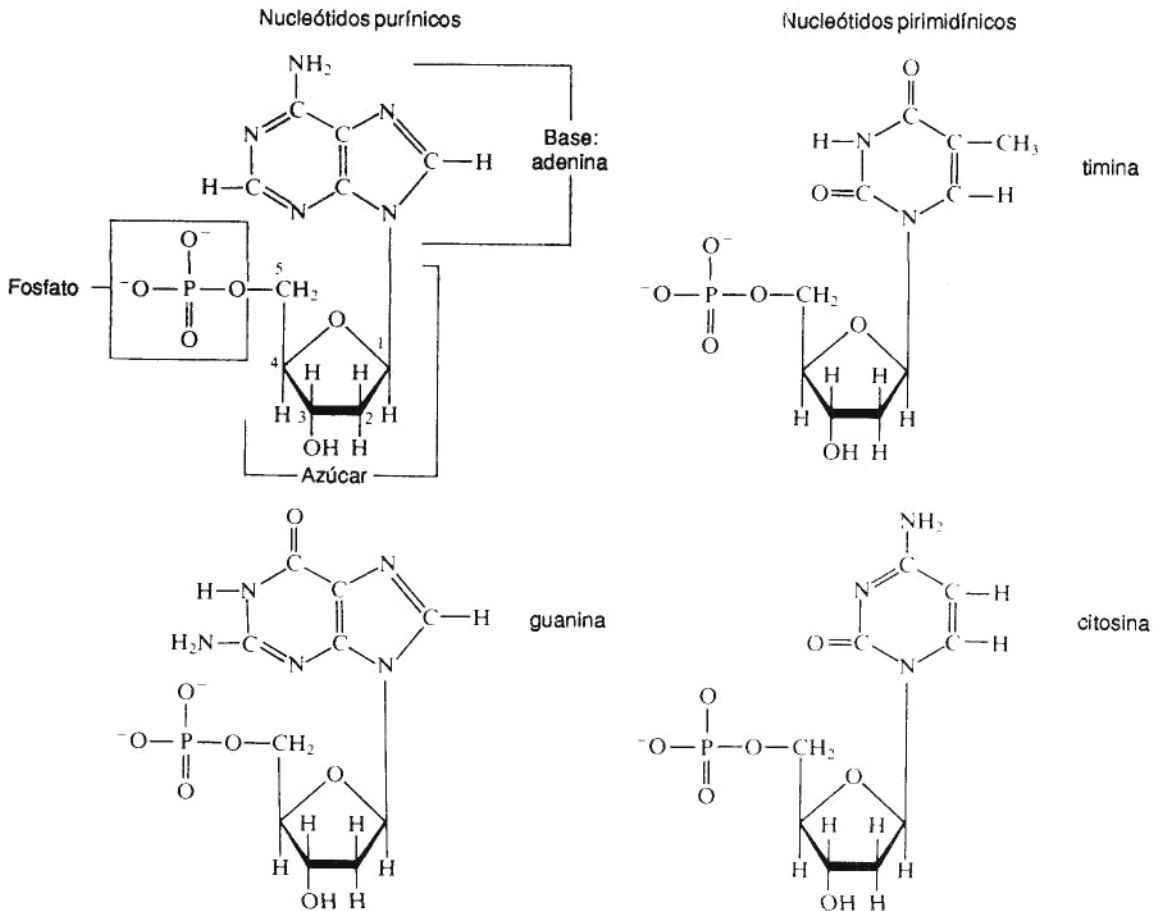
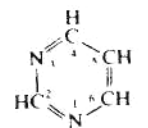
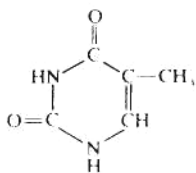


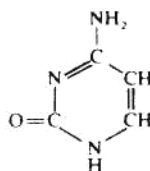
Fig. 7.1 Los nucleótidos



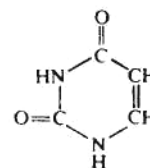
PIRIMIDINAS:



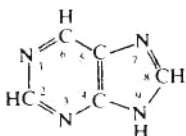
Timina



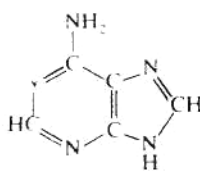
Citosina



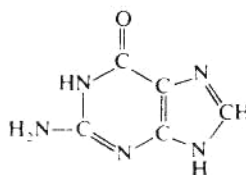
Uracilo



PURINAS:



Adenina



Guanina

Fig. 7.2 Bases nitrogenadas

cuando una serie de experimentos sobre ligadura al sexo (Cap. 9), efectuados por C. B. Bridges, demostraron indiscutiblemente que los cromosomas son la base física de la herencia; es decir, son los portadores de los genes, las unidades de la herencia. En el terreno de la ciencia, muy a menudo hay un rezago de muchos años entre los descubrimientos y su reconocimiento y aceptación por parte de la comunidad científica.

Al inicio de la Primera Guerra Mundial, el químico alemán Roben Feulgen descubrió un método para colorear el DNA y poco después demostró que éste se encuentra casi exclusivamente en los cromosomas. En la década de 1920, P. A. Levene probó las propiedades químicas del DNA. Este científico demostró que la unidad básica de esa macromolécula es el nucleótido (Fig. 7.1), molécula formada por un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos llamado desoxirribosa y una base nitrogenada (Fig. 7.1), que podía ser cualquiera de dos purinas (adenina o guanina) o dos pirimidinas (timina o citosina).

Además, Levene propuso que el DNA era un tetranucleótido, es decir, que la macromolécula constaba de cuatro nucleótidos unidos. En un principio se supuso que cada uno de ellos contenía una base nitrogenada diferente, de modo que las cuatro bases aparecerían en cantidades más o menos equivalentes en todos los DNA. La supuesta simplicidad estructural de la molécula llevó a los científicos a concluir, equivocadamente, que el DNA no podía ser la sustancia fundamental de la herencia y del control del metabolismo celular. Para que una molécula poseyera las propiedades de un lenguaje genético,

tendría que ser capaz de realizar muchísimas variaciones en su estructura básica a fin de respaldar los numerosos fragmentos de información necesarios para controlar la estructura y el funcionamiento de las células.

En la década de 1940, con base en una refinada serie de experimentos, Erwin Chargaff y colaboradores descubrieron que el DNA posee una estructura más compleja. Chargaff demostró que las cuatro bases comunes del DNA no están presentes en partes iguales, sino que exhiben una variación considerable. Ese repertorio de variaciones es compatible con la posibilidad de que el DNA sea la sustancia maestra de la célula. Por otra parte, Chargaff señaló que dentro del patrón de variabilidad de las bases existe una regla constante: la cantidad de adenina (A) siempre es igual a la de timina (T) y la cantidad de guanina (G) siempre equivale a la de citosina (C). Así que, lógicamente, la cantidad total de purinas (A + G) es igual a la cantidad total de pirimidinas (T + C). Estas regularidades fueron particularmente reveladoras al añadirse al descubrimiento de que la cantidad de DNA es siempre la misma en todas las células somáticas (asexuales) del organismo, mientras que los gametos (células reproductivas) sólo tienen la mitad de la que poseen las células somáticas.

Así se fueron acumulando pruebas de que el DNA es la sustancia hereditaria fundamental: los neumococos (bacterias que provocan neumonía) de una cepa pueden ser alterados permanentemente (proceso de transformación) por el DNA de una segunda cepa; los virus se multiplican esclavizando el aparato de síntesis de proteínas

de una célula bacteriana y obligándolo a satisfacer las necesidades del DNA viral; y, por último, la recombinación sexual de las bacterias se basa, a todas luces, en la manipulación de DNA. Lo único que faltaba era dilucidar la estructura del DNA con el fin de poder explicar, en términos moleculares, cómo era posible que el DNA codificara información, procesara esa información, se autorreplicara e, inclusive, modificara su propia estructura conforme a las circunstancias para producir nuevas unidades mensajeras.

SE DESENTRAÑA EL SECRETO DEL DNA: LA DOBLE HÉLICE

Con base en fotografías del DNA realizadas por Rosalind Franklin con el método de difracción de rayos X, en los descubrimientos de muchos otros investigadores y en sus propias y brillantes interpretaciones de los datos disponibles, Watson y Crick crearon un modelo de la estructura del DNA. Estos investigadores descubrieron que no se trata de un solitario y enorme polinucleótido, sino de una estructura formada por dos cadenas. Cada una de las cuales es una hélice y las dos del par se retuercen una alrededor de la otra formando una estructura

helicoidal. Cada vuelta de la estructura tiene 10 bases (Fig. 7.3).

EJEMPLO 1 La manera más fácil de visualizar la estructura del DNA es imaginarla como una escalera retorcida. Los lados de la escalera están constituidos por azúcares y grupos fosfato alternantes. Las bases están unidas perpendicularmente a los azúcares. Cada base de una de las cadenas se vincula mediante puentes de hidrógeno a una base de la cadena adjunta. Los pares de bases así formados constituyen los peldaños de la escalera y, de esta manera, ligan las cadenas entre sí. El DNA puede presentar cuatro formas geométricas. La forma descrita por Watson y Crick se llama **B-DNA** (Fig. 7.4b). Una forma parcialmente distorcida recibe el nombre de **A-DNA**, en tanto que una configuración estrechamente espiralizada y muy compacta se denomina **C-DNA**. En la forma **Z-DNA**, la hélice está retorcida en sentido opuesto al del B-DNA y el esqueleto de la molécula tiene forma de zig-zag. (Fig. 7.4a).

La formación de puentes de hidrógeno entre las bases (aunada a las interacciones hidrofóbicas entre ellas) mantiene unida la doble hélice. A pesar de que cada puente de hidrógeno es relativamente débil, en conjunto,

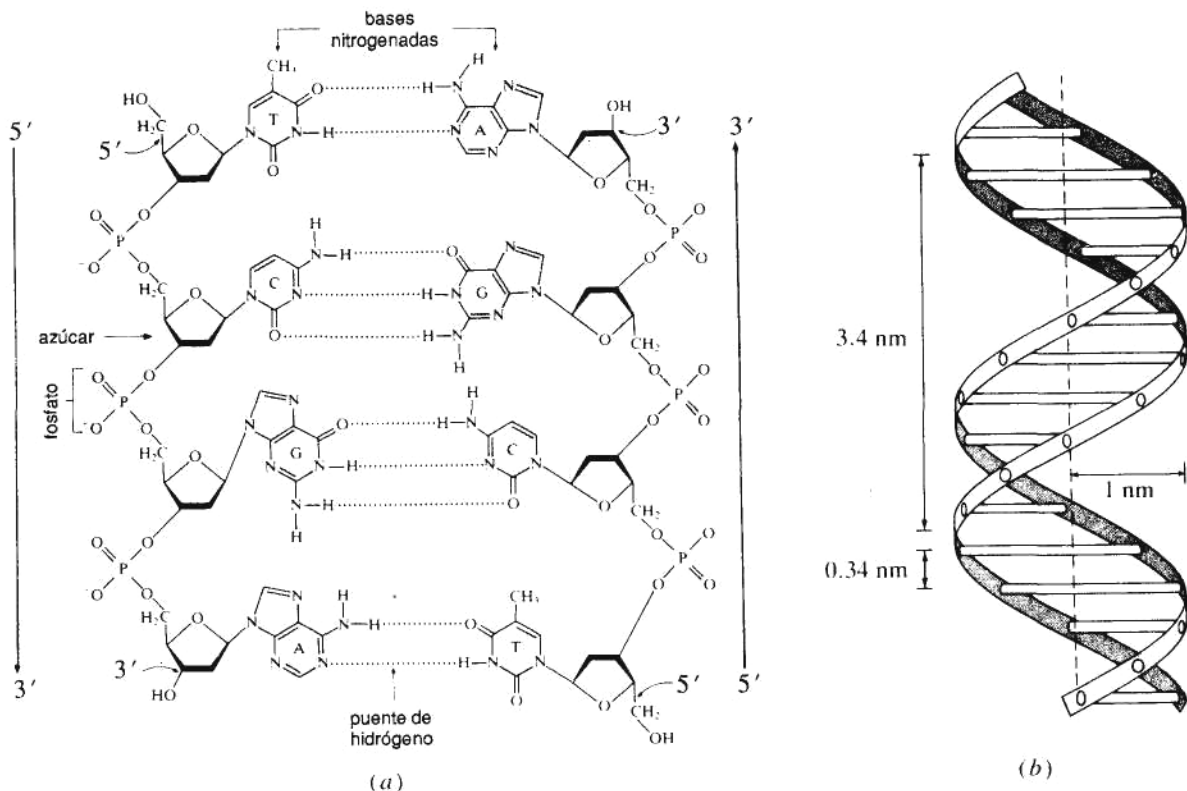


Fig. 7.3 Estructura del DNA

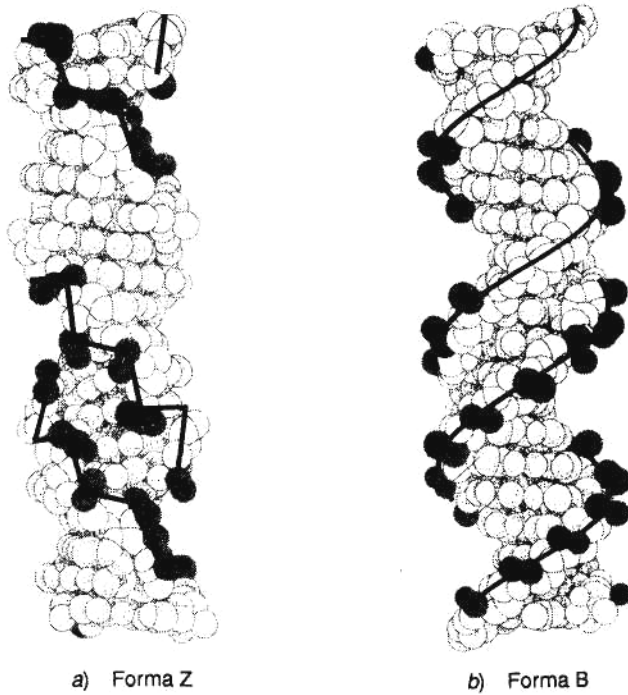


Fig. 7.4 Formas alternas del DNA

dado su enorme número, hacen que la unión entre las dos cadenas sea realmente fuerte. Debido a las respectivas dimensiones y constituciones químicas de las bases, la adenina siempre se asocia con la timina (mediante dos puentes de hidrógeno) y la citosina, con la guanina

(mediante tres puentes de hidrógeno). Por tanto, se dice que la adenina y la timina son **bases complementarias**; lo mismo cabe decir respecto a la guanina y la citosina. Esta relación complementaria explica el **hallazgo de Chargaff** acerca de que en el DNA, $A = T$ y $G = C$.

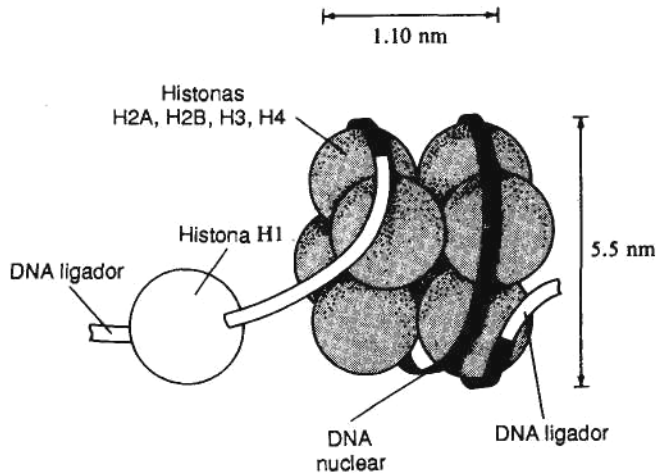


Fig. 7.5 El nucleosoma

Cada azúcar del esqueleto de la cadena está unido mediante una molécula de fosfato al átomo de carbono 5 (C-5) del azúcar situado encima; del mismo modo, un fosfato del C-3 lo liga al inferior. Un extremo de la cadena, cuyo azúcar terminal ya no tiene otro azúcar encima y, por lo tanto, posee un carbono libre o fosforilado en la posición C-5, se llama extremo 5'; el otro extremo, en el que el azúcar terminal no tiene otro azúcar debajo y por ello cuenta con un carbono libre o fosforilado en la posición C-3, recibe el nombre de extremo 3' (Fig. 7.3). La prima 0 en la numeración de los carbonos del azúcar sirve para distinguirlos de los carbonos de la base unida a éste. Cada cadena corre con polaridad opuesta a la de su cadena complementaria. Es decir, el extremo 5' de una cadena coincide con el extremo 3' de la cadena complementaria. Por esta razón se dice que son antiparalelas. Lo anterior sugiere que, muy probablemente, las cadenas se sintetizan en sentidos opuestos.

Cabe resaltar que, debido a que una base purínica grande siempre se asocia con una pirimidina pequeña, la molécula de DNA presenta abultamientos o constricciones, sino que conserva una anchura uniforme a todo lo largo de la doble hélice. Por otra parte, dado que la célula promedio contiene cerca de 2 m de DNA, existe una gran necesidad de compactar la molécula dentro del núcleo. La unidad compacta fundamental es el nucleosoma (Fig. 7.5), el cual contiene DNA y varios tipos de una pequeña proteína básica llamada historia. El nucleosoma es una estructura con aspecto de collar de cuentas que reduce considerablemente la longitud del DNA.

7.3 CODIFICACIÓN DE LA INFORMACIÓN: EL LENGUAJE DEL GEN

En 1953, Watson y Crick publicaron su modelo hipotético de la estructura del DNA en un artículo de página y media de la revista *Nature*. Este singular acontecimiento señaló el principio de la era de la biología molecular. Poco después, comenzó la activa búsqueda de los principios que nos permitieran comprender, con precisión, cómo es que la estructura del DNA se hace cargo de la codificación y el procesamiento (transcripción y traducción) de información, de la replicación de las macromoléculas portadoras de esa información y hasta de la alteración ocasional del mensaje en sí.

George Gamow fue de los primeros en darse cuenta de que, si el DNA es portador del código de ensamblaje de los aminoácidos de las proteínas, entonces el código debe tener como mínimo 20 "palabras" (codones) diferentes para lograr la disposición ordenada de los 20 aminoácidos naturales. Dado que los fosfatos y los azúcares están dispuestos en una secuencia alternante invariable a lo largo del eje de cada cadena polinucleotídica,

esos componentes del nucleótido no pueden representar un lenguaje con una gama amplia de opciones estructurales. Por tanto, el mecanismo de codificación debe ser el orden de las bases a lo largo de las cadenas. ¿Cabe la posibilidad de que este lenguaje (código), cuyo alfabeto es de bases, esté formado por palabras (codones) de una sola letra? No, pues cuatro bases equivalen únicamente a cuatro codones diferentes. De manera similar, cuatro bases diferentes, tomadas dos a la vez, producen solamente estas 16 combinaciones:

AT	TT	CT	GT
AG	TG	CG	GG
AC	TC	CC	GC
AA	TA	CA	GA

Si consideramos que el codón tiene tres bases, entonces existen 4^3 , es decir 64 diferentes combinaciones, las cuales son más que suficientes para codificar el ensamblaje de 20 aminoácidos. Gamow formuló la hipótesis del codón triple y, tiempo después, Crick probó su validez funcional. (Para formar los 64 codones triples, añada alternadamente cada una de las cuatro bases a los codones dobles antes mostrados.)

El código genético, basado en secuencias lineales de tres bases, parece ser el mismo para todas las formas vivas, desde las bacterias hasta los seres humanos. Por otra parte, se dice que es degenerado (redundante) porque varios codones pueden codificar un mismo aminoácido. Por ejemplo, en el cuadro 7.1 puede observarse que a la leucina corresponden seis codones: UUA, UUG, CUU, CUC, CUA y CUG. Dado que existen mucho más codones de los necesarios para insertar los 20 aminoácidos en una cadena proteínica, algunos de estos tienen función análoga a la de los símbolos de puntuación; es decir, actúan como señales de inicio o de terminación durante la síntesis de proteínas.

Sólo una de las cadenas de la doble hélice puede contener información significativa para la síntesis de una proteína. Cada codón de la cadena opuesta, en una misma región, es el complemento de su respectivo codón en la cadena con sentido. Por ejemplo, si se leen ambas cadenas a partir de sus respectivos extremos 5', un triplete con secuencia CTG en la cadena con sentido genera la secuencia CAG en la cadena opuesta. Si bien es cierto que las secuencias complementarias también pueden codificar aminoácidos y no son simples secuencias absurdas, lo más probable es que no codifiquen los mismos aminoácidos dictados por los codones de la cadena con sentido. Más bien, cuando se trate de otra proteína, esa cadena complementaria puede convertirse en la caleña con sentido junto con otra porción del DNA.

7.4 PROCESAMIENTO DE LA INFORMACIÓN: SÍNTESIS DE PROTEÍNAS

TRANSCRIPCIÓN

La información almacenada en la secuencia de bases con sentido de la cadena del DNA se transcribe a una molécula intermediaria, el **RNA mensajero**.

EJEMPLO 2 RNA son las siglas de *ribonucleic acid*, que en español significa ácido ribonucleico. El RNA se asemeja al DNA, pero sólo tiene una cadena y presenta el **azúcar** ribosa en vez del azúcar desoxirribosa (el carbono 2' de la ribosa tiene un hidroxilo en vez de un hidrógeno). Otra diferencia respecto al DNA es que en él la pirimidina uracilo sustituyó a la timina.

La transferencia de información se efectúa con la cadena de DNA actuando como molde, de tal manera que las bases del RNA forman una secuencia

complementaria a la del DNA. La secuencia empieza con bases que luego permitirán al mRNA unirse a un ribosoma. La secuencia de la molécula relativamente larga del mRNA codifica la secuencia de aminoácidos de la proteína que será construida durante el proceso de traducción y finaliza con un codón que dará la señal de terminación de la síntesis de dicha proteína.

Las proteínas **destorcedoras** dan comienzo a la transcripción rompiendo los puentes de hidrógeno entre las bases complementarias, de manera que el DNA se abre esporádicamente en ciertas regiones. La enzima **polimerasa del RNA** se fija a la región **promotora** del DNA. La síntesis empieza en esta posición 3' del DNA con la creación del extremo 5' del RNA (ya que la secuencia es antiparalela).

Cada base del molde de DNA expuesto atrae hacia sí una base complementaria, tomándola de la reserva de bases libres del nucleoplasma. Esas bases libres existen en forma de trifosfatos de nucleótido —ATP, GTP, UTP y CTP (trifosfatos de adenosina, guanosa, uridina y citidina, respectivamente)— y, por tanto, contienen mucha

Tabla 7.1. Correspondencias entre los codones y los aminoácidos en el código genético

Primera posición (5')	Segunda posición				Tercera posición (3')
	U	C	A	G	
U	Fen	Ser	Tir	Cis	U
	Fen	Ser	Tir	Cis	C
	Leu	Ser	(TC)	(TC)	A
	Leu	Ser	(TC)	Trp	G
C	Leu	Pro	His	Arg	U
	Leu	Pro	His	Arg	C
	Leu	Pro	Gln	Arg	A
	Leu	Pro	Gln	Arg	G
A	Ile	Tre	Asn	Ser	U
	Ile	Tre	Asn	Ser	C
	Ile	Tre	Lis	Arg	A
	Met(IC)	Tre	Lis	Arg	G
G	Val	Ala	Asp	Gli	U
	Val	Ala	Asp	Gli	C
	Val	Ala	Glu	Gli	A
	Val(IC)	Ala	Glu	Gli	G

Los codones que se presentan corresponden al mRNA, de modo que la timina ha sido sustituida por el uracilo (U). C = citosina; A = adenina; G = guanina. Los aminoácidos codificados son: Ala = alanina; Arg = arginina; Asn = asparagina; Asp = aspartato; Cis = cistefna; Fen = fenilalanina; Gli = glicina; Gln = glutamina; Glu = glutamato; His = histidina; He = isoleucina; Leu = leucina; Lis = usina; Met = metionina; Pro = prolina; Ser = serina; Tir = tirosina; Tre = treonina; Trp = triptófano; Val = valina. IC = iniciación de cadena; TC = terminación de cadena.

energía y eso facilita su ensamblaje (polimerización) en el polinucleótido. La base nitrogenada de cada nucleótido forma puentes de hidrógeno (conforme a la regla de apareamiento de bases) con su base complementaria de la cadena de DNA con sentido. La polimerasa del RNA cataliza la fijación de los nucleótidos entre sí para formar una cadena. Entonces, los codones complementarios de RNA, representados por una secuencia de bases libres, se ordenan primero sobre un molde de DNA y luego se unen entre sí para formar una molécula de RNA de cadena sencilla. Una señal de **terminación** señala el extremo 3' de la molécula de mRNA completa, que enseguida se libera y migra hacia afuera del núcleo. Nótese que la dirección de síntesis del RNA es 5' → 3'

Según el número de moléculas de proteína que se necesita sintetizar, se formarán muchas copias de mRNA. Algunos mRNA son perdurables, en tanto que la existencia de otros es muy efímera y sólo producen una o muy pocas moléculas de proteína.

El proceso de transcripción en los eucariotes se complica por la existencia de largas secuencias de bases en el DNA (**Intrones**) que no contienen información significativa para la síntesis de proteínas. Durante la transcripción, los intrones y las secciones del DNA que *sí* se traducen más tarde (**exones**) se transcriben al mRNA. En el núcleo, esta "sopa" de transcripciones primarias se denomina **RNA nuclear heterogéneo** o **hnRNA**. Antes

de que el mRNA salga del núcleo, se recortan las secciones correspondientes a los intrones y los fragmentos restantes vuelven a unirse; esto da por resultado el mRNA funcional, que migra hacia afuera del núcleo para efectuar la siguiente fase de la síntesis de proteínas: la traducción.

TRADUCCIÓN

El siguiente paso en el procesamiento de la información es la producción efectiva de la proteína, es decir, la **traducción** del código. Para este proceso se necesita integrar el funcionamiento del ribosoma, del mRNA y de una pequeña forma de RNA denominada **RNA de transferencia (tRNA)**, la cual se encarga de transportar aminoácidos al mRNA para su incorporación en la cadena proteínica. Uno de los extremos de cada tRNA se une a un aminoácido específico; el otro extremo contiene el **anticodón** (Fig. 7.6), triplete de bases complementario del codón del mRNA que codifica ese aminoácido. Por tanto, el número mínimo de tRNA diferentes equivale por lo menos al de codones para los aminoácidos.

El proceso de traducción (Fig. 7.7) comienza con la migración del mRNA al citoplasma, donde el extremo 5' se adhiere a la más pequeña (30 S) de las dos subunidades del ribosoma. (S representa *svedbergs*, una medi-

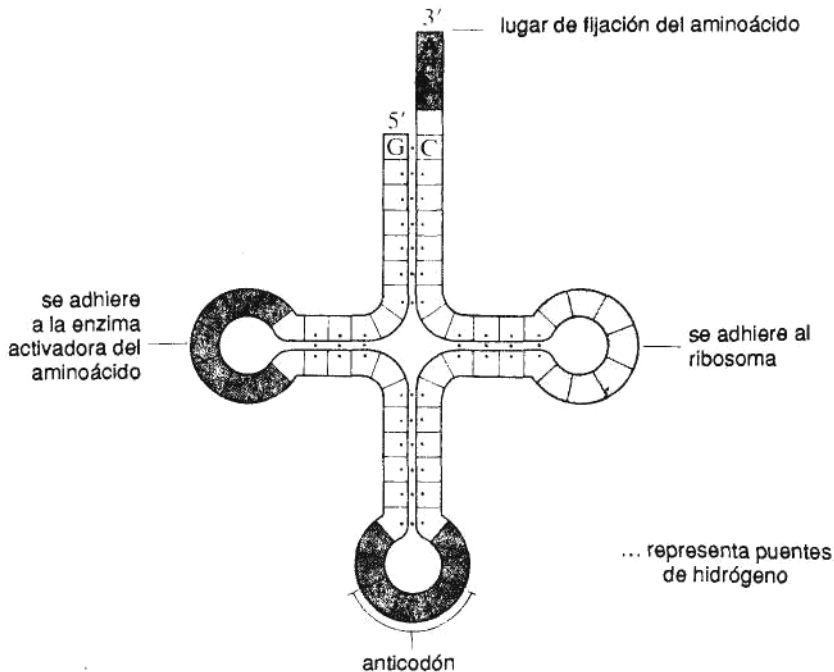
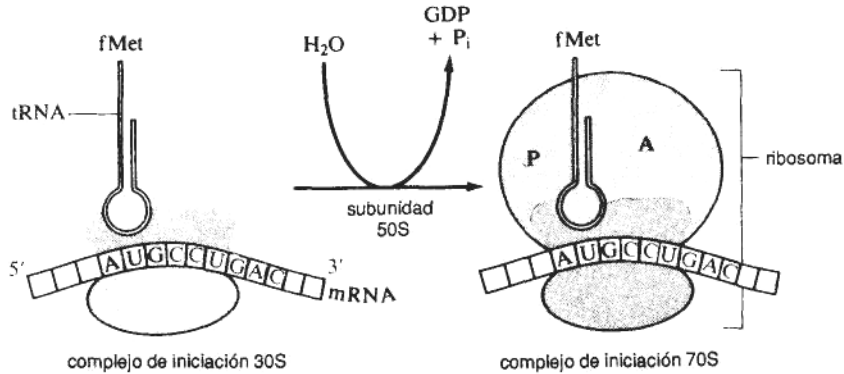
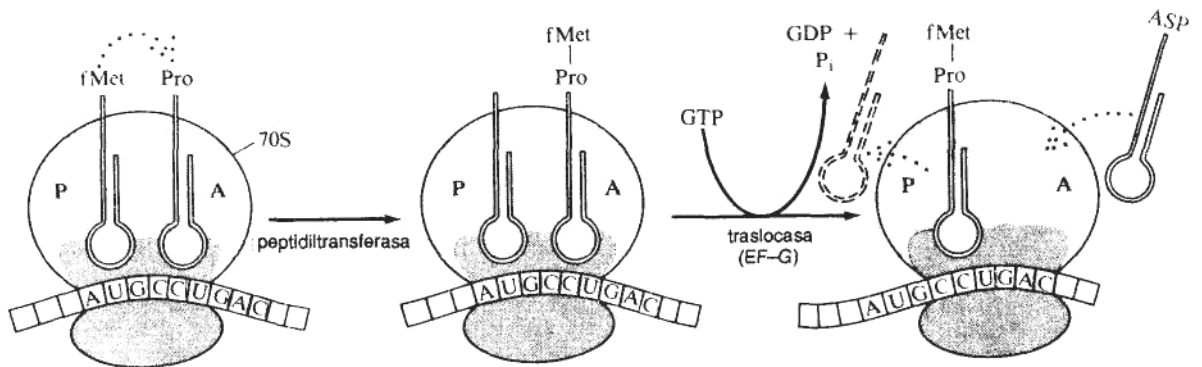


Fig. 7.6 RNA de transferencia



Iniciación de la síntesis del polipéptido



Elongación de la síntesis del polipéptido

Fig. 7.7 Traducción

da de la sedimentación en un campo gravitatorio.) Un tRNA con el anticodón apropiado es atraído hacia la posición inicial del mRNA; al mismo tiempo, el tRNA se adhiere al primero de dos sitios de fijación de la subunidad ribosomal mayor (50 S). Cuando el segundo sitio de fijación es ocupado por un segundo complejo tRNA-aminoácido, los dos aminoácidos respectivos se unen entre sí mediante un enlace peptídico catalizado por una enzima (peptidiltransferasa) localizada en la subunidad 50 S. Luego, la primera molécula de tRNA es liberada en el momento en que el ribosoma se desliza al siguiente codón. Con ello, el segundo complejo tRNA-aminoácido pasa a ocupar el primer (P) sitio en la subunidad mayor y permite que se aloje el siguiente tRNA, el cual es portador del tercer aminoácido. Cada vez que el ribosoma se corre hacia un nuevo codón del mRNA, la segunda posición (A) queda libre y es ocupada por el complejo tRNA-aminoácido correspondiente al codón que se está

leyendo. El nuevo aminoácido se une a la cadena polipeptídica y el proceso se repite. Cuando el ribosoma llega a una señal de terminación, libera el polipéptido que aún estaba adherido a la subunidad 50 S y que ahora puede pasar a través de los conductos del retículo endoplásmico.

Varios ribosomas pueden traducir simultáneamente un mismo mRNA, de modo que puede haber varias copias de la proteína, en diversos grados de síntesis, a lo largo de una misma cadena de mRNA. El conjunto de un mRNA y varios ribosomas se denomina **polisoma**.

El dogma central de la biología molecular puede resumirse así: DNA → RNA → proteína. En él se presuponen la primacía del DNA como iniciador del proceso y su exención de influencia por parte del RNA y de las proteínas. Este flujo unidireccional de la información fue aceptado hasta que se descubrió la **reversotranscriptasa**, enzima asociada con ciertos RNA virus (**retrovirus**). Di-

cha enzima cataliza la formación de DNA a partir de un molde de RNA y, por tanto, invierte el flujo usual de la información. Aunque se trata de un caso especial, la situación de los retrovirus puso en tela de juicio la universalidad del dogma central de Watson y Crick.

7.5 REPRODUCCIÓN DE LA INFORMACIÓN: REPLICACIÓN DEL DNA

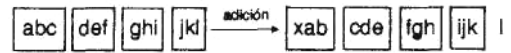
Watson y Crick establecieron que cada cadena de DNA puede servir como molde para una cadena complementaria. Si la doble hélice puede distorsionarse y separarse, las cadenas individuales atraen sus bases complementarias (como en la síntesis del mRNA); de este modo, cada una de las cadenas originales queda asociada con su complemento y el resultado son dos dobles hélices idénticas. Este fenómeno se considera una **replicación semiconservadora** porque cada una de las dobles hélices resultantes está formada por una cadena "original" y una cadena recién sintetizada.

Hoy día, este modelo de la replicación del DNA es aceptado en general. Al parecer, el desdoblamiento de la doble hélice es realizado por varias proteínas. Las **topoisomerasas** cortan una de las cadenas de modo que empiece a distorsionarse y, además, alivian las presiones que provoca el distorsionamiento de la espiral. La proteína **ligadora del DNA de cadena sencilla** (proteína SSB) (SSB, del inglés *single-stranded binding*) desestabiliza la hélice y, de ese modo, facilita el distorsionamiento. El distorsionamiento propiamente dicho se debe a las **helicinas**, las cuales actúan en la bifurcación de replicación (esta bifurcación se debe al distorsionamiento de las cadenas). La síntesis de la cadena es iniciada por una **primasa** y su prolongación se debe a una **polimerasa del DNA**. La síntesis ocurre en el sentido 5' → 3' (es decir, a partir del extremo 3' del molde). Las **exonucleasas** pueden eliminar segmentos del DNA, mientras que los segmentos adyacentes de DNA pueden ser unidos por las **ligasas**. Aunque existen variaciones, este patrón general parece ser el mismo en los procariotes y los eucariotes.

7.6 MODIFICACIÓN DE LA INFORMACIÓN: MUTACIÓN

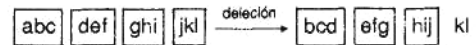
El mensaje del DNA se lee en términos de la disposición lineal de las bases en una dirección a lo largo de la cadena con sentido. Cada palabra o codón está integrado por un triplete de bases. Cualquier cambio en la secuencia de codones se denomina **mutación**. Un tipo de mutación tiene por causa la incorporación de otra base.

Esta inserción de una **base** hace que el marco de lectura se corra hacia atrás una letra (base) a partir del punto de adición y, por consiguiente, altera todos los codones subsiguientes.



Si la inserción ocurre al principio del mensaje génico, lo más probable es que impida la síntesis de la proteína. Este es el tipo de mutación que puede ser la causa de varias enfermedades genéticas del ser humano en las que falta una enzima (enfermedad de Tay-Sachs, galactosemia, etc.). Cuando la inserción ocurre cerca del final de la "cinta" génica, sólo uno o varios de los aminoácidos terminales son afectados, de modo que se sintetiza una proteína funcional pero ligeramente alterada.

Cuando se pierde una base del gen hay un corrimiento similar del marco de lectura. En este caso, dicho marco de lectura se corre una letra hacia adelante y todos los codones subsiguientes cambian.



También en este caso lo más probable es que el resultado sea una proteína no funcional.

Una mutación con menos probabilidades de suspender la síntesis de una proteína es la llamada **sustitución**, en la que se cambia una base por otra. En tal caso, un aminoácido es sustituido por otro, pues sólo se altera un codón. Si el nuevo aminoácido tiene propiedades similares a las del original, es de esperar que no ocurran daños. En los seres humanos, la enfermedad llamada anemia drepanocítica de la sangre tiene por causa la sustitución de la glutamina original por valina. Aunque sólo ocurrió la sustitución de una base y de un aminoácido, las propiedades de la valina (hidrofóbica) difieren de las de la glutamina en grado suficiente para que la hemoglobina resultante no lleve a cabo de modo adecuado sus funciones de transporte de oxígeno.

En fechas recientes, el fenómeno de transposición (salto de genes) quedó identificado también como fuente de variación genética. En este caso, segmentos relativamente largos del DNA "saltan" por un mecanismo desconocido, del DNA de un cromosoma al de otro.

EJEMPLO 3 En 1983, Barbara McClintock recibió el Premio Nobel de fisiología o medicina por haber demostrado el fenómeno de transposición. Este mecanismo consiste en el desplazamiento de grandes cantidades de material genético de una región de cierto cromosoma a una región totalmente distinta de otro cromosoma. La idea de que los genes podían saltar de un sitio a otro fue ridiculizada cuando McClintock la presentó por primera vez, a finales de la década de 1940, para explicar los raros patrones de coloración del maíz. En la actualidad se sabe que el **transposón** consta de uno o varios genes que no sólo pueden saltar de un sitio

a otro, sino también efectuar cambios considerables en otras partes del cromosoma, como sucede en la duplicación gónica. Por lo común, los transposones se transfieren en forma de tiras circulares de DNA y pueden producir la enzima que les permite introducirse en el nuevo sitio cromosómico. En un capítulo posterior se estudiarán las alteraciones del mensaje genético atribuibles a cambios en el cromosoma.

Los agentes que provocan mutaciones se llaman **mutágenos**. Entre los mutágenos más poderosos se encuentran diversas sustancias químicas y las radiaciones ionizantes: los rayos X y los rayos cósmicos; los rayos alfa, beta y gamma, que son radiaciones ionizantes emitidas por una variedad de elementos radiactivos; y la luz ultravioleta, que a pesar de ser una radiación de alta energía no lo es en grado suficiente para quitarle electrones a un átomo.

7.7 INGENIERÍA GENÉTICA

La **Ingeniería genética** es un extenso conjunto de procedimientos que permiten alterar intencionalmente el aparato de información genética. El biólogo se convierte en ingeniero y reconstruye la molécula de DNA o el genoma (conjunto génico total) entero con el fin de aliviar enfermedades genéticas específicas o de lograr un avance en el conocimiento que se tiene acerca del aparato genético. Las técnicas del **DNA recombinante (empalme de genes)** son los ejemplos más conocidos de ingeniería genética. Con esas técnicas, el DNA de un organismo exótico es introducido en un genoma dado, por lo regular de una especie totalmente diferente. El resultado es un nuevo genoma híbrido, de modo que las características del organismo donador se manifiestan en el receptor.

EJEMPLO 4 La introducción del gen de la insulina humana en organismos bacterianos es un ejemplo de este procedimiento. En cierto sentido, las bacterias resultantes son parcialmente humanas porque pueden sintetizar una proteína del ser humano. Dado que las bacterias se dividen cada 20 min aproximadamente, es posible cultivar miles de millones de ellas y luego extraer la insulina que sintetizaron. También se introdujeron en bacterias los genes humanos de la hormona del crecimiento y del interferón (una proteína animal que inhibe los virus).

En los estudios sobre el DNA recombinante, los principales instrumentos son las enzimas restrictivas (endonucleasas), los plasmidios y los virus. Las enzimas **restrictivas** fueron aisladas al mismo tiempo que se descubrieron los retrovirus. Dichas enzimas funcionan a modo de tijeras y permiten cortar el DNA en regiones precisas. El **plasmidio** es un pequeño fragmento circular de DNA localizado afuera del cromosoma de las bacte-

rias y de algunas levaduras. Puede contener uno, varios o muchos genes. En algunas bacterias el plasmidio contiene genes que dan al organismo resistencia contra diversos tipos de antibióticos.

En una técnica de recombinación, el DNA exótico se incuba junto con plasmidios que fueron abiertos mediante el uso de enzimas restrictivas. Esas enzimas producen en los plasmidios "extremos pegajosos" que permiten el fácil reensamblaje de las cadenas de DNA. El DNA exótico se incorpora a los plasmidios, que luego se cierran y son introducidos en las bacterias receptoras. Cuando estas bacterias se dividen, el plasmidio se replica y pasa a las células hijas.

Otra técnica para introducir DNA exótico en una bacteria se basa en el empleo de partículas virales como vector. El DNA viral es incubado con fragmentos de DNA exótico para que estos últimos se incorporen al genoma del virus. Luego, el virus invade una célula bacteriana e integra su genoma, que ahora consta del DNA viral y el exótico, al genoma de la bacteria. Esta técnica es básicamente una **transducción**, fenómeno descrito en 1952 y usado para demostrar la función rectora del DNA dentro de la célula.

Mediante la ingeniería genética se han logrado alteraciones que abarcan el genoma entero al fusionar los núcleos de especies diferentes. Por lo general, cuando esto sucede los cromosomas de una especie siguen funcionales y los de la otra tienden a degradarse. Empero, algunos de los cromosomas de la segunda especie pueden seguir funcionando dentro del núcleo híbrido. Estos experimentos son muy útiles para delinear las funciones específicas de los genes en los pocos cromosomas de la segunda especie que permanecen funcionales.

La **clonación** es una técnica en la que se producen muchas copias de un solo gen, cromosoma o individuo. El término **clona** proviene de una raíz griega que significa "retoño". Para la clonación de individuos enteros se utilizan tejidos no reproductivos; esto significa que no hay recombinación sexual. A finales de la década de 1950, Fred Steward logró clonar zanahorias. Este científico usó células completamente diferenciadas provenientes del tejido vascular de la planta, las cuales en circunstancias ordinarias no tienen la capacidad de producir un nuevo organismo. Por manipulación del medio en el que fueron cultivadas, el grupo de Steward "engañó" a esas células maduras y logró que retornaran al estado embrionario, en el cual sí podían generar todos los componentes de una nueva zanahoria. En el caso de los vertebrados ya se logró la clonación de ranas, pero sólo por implantación del núcleo de células maduras en óvulos a los que se había extirpado previamente el núcleo. La clona se desarrolla formando una rana con todas las características del organismo del que se tomó el núcleo trasplantado. Según parece, la única función de citoplasma ovular es servir como un ambiente hospitalario para el crecimiento y el

desarrollo. Todavía no se clonan mamíferos, aunque se corren rumores no confirmados de que ya se clonaron ratones. En los mamíferos, para la producción de una clona

no basta con trasplantar el núcleo de una célula madura a un óvulo, sino que además el embrión debe ser implantado en un útero para que pueda desarrollarse.

Problemas resueltos

7.1 ¿Qué es un gen?

Un gen es una unidad de información que dirige la actividad de la célula o el organismo durante toda la vida. Cuando la célula o el organismo se divide o reproduce, el gen transmite su mensaje a la descendencia, de modo que también actúa como unidad hereditaria. Con los experimentos clásicos de George Beadle y Edward Tatum (1949) se demostró que el gen es portador de la información necesaria para sintetizar una sola enzima o, conforme a la modificación subsecuente de la hipótesis, una sola proteína. En realidad, cada gen es portador de la información necesaria para la síntesis de una sola cadena peptídica, mientras que algunas proteínas constan de varias cadenas polipeptídicas (estructura cuaternaria).

Hace tiempo, se creía que la unidad genética para la síntesis de una proteína funcional (el cistron) era distinta del segmento de DNA necesario para que hubiera una mutación (mutón) o para efectuar una recombinación del alineamiento genético a lo largo del cromosoma (recón). Sin embargo, esta separación de las diversas funciones génicas ya no se usa en las publicaciones recientes. Puede considerarse que el gen es el segmento de DNA que codifica un producto determinado. Por lo regular, este producto es una cadena polipeptídica, aunque también puede ser un tipo de RNA, como el tRNA o el RNA ribosomal (rRNA). Cada gen puede existir en una o varias formas alternativas llamadas alólos (Cap. 9).

7.2 ¿Qué descubrimiento condujo a la aceptación del DNA como el material hereditario por excelencia?

Se sabía que el cromosoma eucariótico, aceptado desde tiempo atrás como portador de los controles de la vida, contenía DNA y proteínas en abundancia. Cualquiera de esas dos moléculas podía contener el material maestro. No obstante, en 1928, Fred Griffith demostró que los neumococos virulentos (dotados de cápsula) muertos, al ser inyectados en ratones, podían transformar neumococos vivos no virulentos (sin cápsula) en bacterias vivas virulentas dotadas de cápsula. Dado que la virulencia asociada con la cápsula estaba regida por factores hereditarios, Griffith había demostrado la posibilidad de efectuar alteraciones hereditarias en bacterias vivas al ponerlas en contacto con una sustancia presente en las bacterias muertas. Tiempo después, Dawson repitió este

experimento in vitro. En 1943, Oswald Avery y colaboradores extrajeron cuidadosamente el principio (sustancia) transformador de las bacterias y descubrieron que era DNA. Por tanto, era el DNA el que podía levantarse literalmente de la tumba para inducir un cambio hereditario permanente en un organismo vivo. Muy pronto se descubrieron diversas cepas bacterianas que podían ser transformadas; esto apoyó de manera definitiva el concepto de que el DNA es la molécula informativa maestra.

En 1952, Alfred Hershey y Martha Chase demostraron, mediante marcado radiactivo, que al aplicar a bacterias vulnerables las proteínas y el DNA provenientes de un virus infeccioso (bacteriófago) solamente el DNA viral entraba en la célula y realizaba la síntesis del nuevo material viral. Dado que las proteínas del virus ni siquiera entraban en la célula bacteriana, se concluyó que el DNA era el material genético del bacteriófago.

En las bacterias, organismos que hace tiempo se suponía que no tenían intercambios sexuales, se observa recombinación de caracteres genéticos. Estudios acuciosos del proceso de recombinación demostraron que éste implica la formación de un puente protoplásmico (microvellosidad) entre dos o más bacterias, a través del cual puede pasar el anillo cromosómico abierto de la bacteria donadora a la bacteria receptora. Este proceso de conjugación, que se aprecia claramente en las micrografías electrónicas, da por resultado durante la replicación la producción de nuevos cromosomas que contienen material genético proveniente de dos organismos. Puesto que los cromosomas de las bacterias son segmentos de DNA desnudos, la recombinación sexual en estos organismos reforzó aún más el concepto de que el DNA es la sustancia hereditaria por excelencia.

Otra línea de evidencia que apunta hacia el DNA como sustancia hereditaria primordial es la transducción. Este fenómeno, similar en algunos aspectos a una transformación, consiste en el intercambio de información genética entre dos especies bacterianas mediante un virus, el cual funciona como vector para realizar el intercambio. El DNA viral ingresa en una bacteria y esclaviza el sistema de procesamiento de información de ésta para producir el nuevo material viral. Durante el proceso, parte del DNA de la bacteria se integra al genoma del virus. Cuando este último sale de la célula e infecta a otra,

lleva consigo el DNA de la primera y lo mezcla con el DNA de la segunda. En ese momento, algunas características hereditarias de la primera célula aparecen en la segunda. Dado que sólo el DNA del virus ingresa en la bacteria, esa transferencia de información genética de una bacteria a otra también señala al DNA como el material maestro. La transducción es otra técnica de ingeniería genética en la cual un virus, tratado con material genético exótico, sirve de jeringa para introducir los genes en la célula receptora.

7.3 ¿Qué son los intrones y de qué modo afectan el procesamiento de la información genética?

Los intrones, una característica del DNA eucariótico, son segmentos intermedios de DNA situados entre los exones. Los exones representan el material informativo que se traduce realmente en una proteína, mientras que tarde o temprano los intrones deben ser eliminados del mRNA final. En un principio, tanto los intrones como los exones son transcritos a una copia de mRNA. La existencia de intrones y exones quedó demostrada al descubrirse que sólo alrededor de un tercio de la copia inicial de DNA sirve para sintetizar proteínas. Mediante un proceso muy complejo, las regiones intrónicas son eliminadas de la burda copia inicial del molde de DNA para producir un mRNA secundario maduro, el cual contiene exclusivamente los exones. Hoy día, se sabe a ciencia cierta que existen señales de inicio y de terminación que marcan el comienzo y el final de cada intrón del gen. A pesar de que el intrón no participa de modo directo en la síntesis del producto proteínico final, parece ser indispensable para la síntesis de un mRNA funcional. El proceso de recorte de las regiones intrónicas requiere la participación de cierto RNA como enzima. Este RNA catalítico forma parte de una partícula proteína-RNA denominada **partícula ribonucleoproteínica nuclear pequeña**.

7.4 Si un codón de DNA tiene la secuencia C-A-T al leerlo a partir de su extremo 5', ¿cuál será la secuencia, leída a partir del extremo 5', del anticodón correspondiente? (Sugerencia: la alineación del tRNA respecto al mRNA es antiparalela.

Dado que el extremo 3' del mRNA está alineado con el extremo 5' del DNA durante la transcripción, la secuencia de bases complementarias del mRNA, leída a partir del extremo 3' del mRNA, será G-U-A. Nótese que en el RNA la timina es sustituida por el uracilo. Puesto que el extremo 5' del tRNA se alinea con el extremo 3' del mRNA, la secuencia de bases del tRNA, leída a partir del extremo 5', será C-A-U (véase la Fig. 7.8). Salvo por la sustitución del uracilo, los anticodones son idénticos a los tripletes originales del DNA que están traduciendo.

7.5 La subunidad ribosomal 50 S tiene dos sitios que reciben tRNA. Describa cómo se relacionan el uno con el otro.

El primer sitio, denominado **sitio peptidílico** o **sitio P**, recibe el complejo inicial tRNA-aminoácido. Un segundo complejo tRNA-aminoácido ingresa en el segundo sitio, denominado **sitio aminoacilico** o **sitio A**. Una enzima, la **peptidiltransferasa**, cataliza la formación de un enlace peptídico entre los dos aminoácidos, después de lo cual el tRNA del sitio P se libera del dipéptido resultante y retorna al medio. Luego, el ribosoma se desplaza al siguiente codón del mRNA y, al hacerlo, traslada consigo el segundo tRNA, con su dipéptido adherido, del sitio A al sitio P. Ahora, el sitio A está libre para recibir un tercer complejo tRNA-aminoácido y así se repite el proceso de elongación.

7.6 ¿Dónde cabe esperar que las cadenas polipeptídicas de un polisoma sean más largas: en el extremo 5' o en el extremo 3' del mRNA?

La traducción comienza en el extremo 5' de la molécula de mRNA. Conforme el ribosoma se desplaza a lo largo del mRNA hacia el extremo 3', va incorporando aminoácidos en la cadena proteínica. Por tanto, cuanto más avance el ribosoma hacia el extremo 3', mayor será la cantidad de aminoácidos incorporados y más larga es la proteína.

7.7 En el caso de las células eucarióticas, ¿el tipo de proteína sintetizada determina el lugar donde ésta se produce?

Sí, la síntesis de las diferentes clases de proteínas se lleva a cabo mediante procesos que están separados en el espacio. Las proteínas destinadas a permanecer en el compartimiento citoplásmico de la célula se traducen en el citoplasma por asociación del mRNA con ribosomas libres. Sin embargo, las proteínas que ingresarán en el RE o que serán secretadas por la célula se traducen en el RER. En este último caso, el mRNA inicia el proceso de traducción asociándose con las dos subunidades ribosomales necesarias para dicha traducción. Luego, el proceso se suspende hasta que el mRNA y su ribosoma se fijan al RER. En ese momento se reanuda la traducción y la cadena polipeptídica que surge del ribosoma penetra en el retículo endoplásmico a través de un conducto abierto en él, pasando así al retículo endoplásmico liso, después al complejo de Golgi y, por último, al exterior de la célula. Si la proteína va a quedarse en el propio RE, pasa directamente a los conductos del RER.

7.8 Describa los diferentes tipos de RNA presentes en la célula.

Existen más de tres tipos de RNA presentes y cada uno de ellos es codificado por un gen específico del cromosoma. Los tres tipos más comunes constan de una cadena sencilla, aunque en algunos casos esa cadena está plegada sobre sí misma para formar una región local doble.

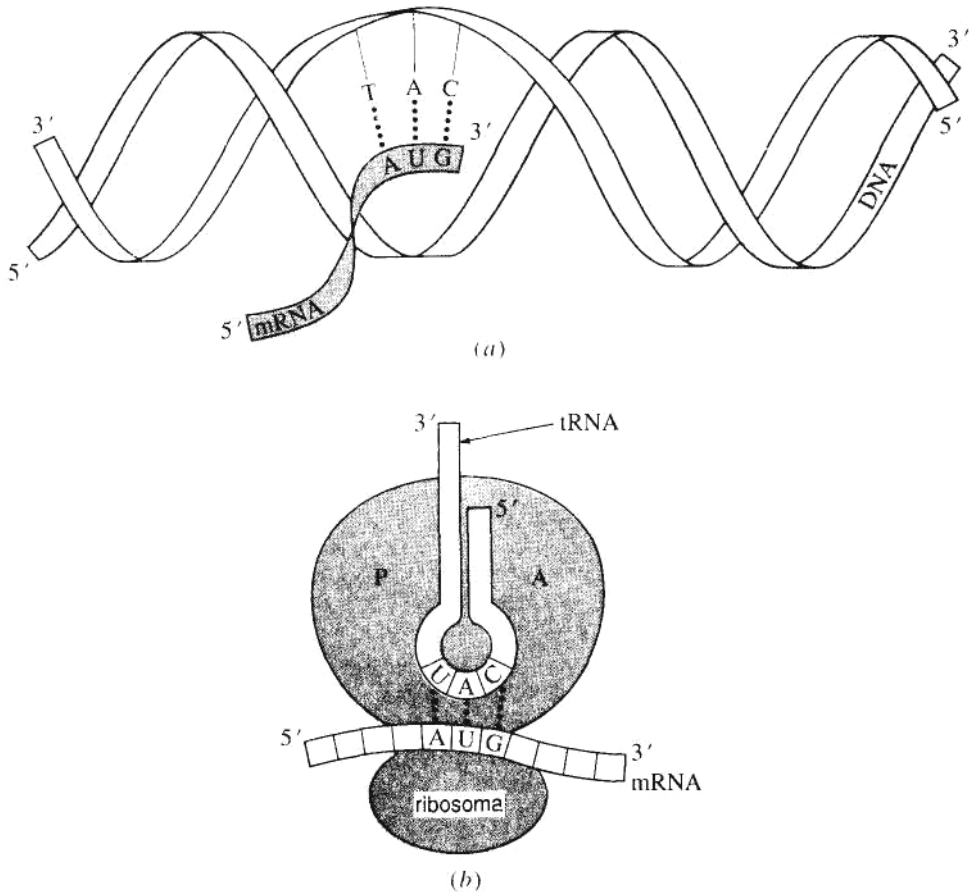


Fig. 7.8 Sentido de la traducción

Un tipo de RNA se encuentra en el ribosoma (rRNA). Éste se produce en el cromosoma, se almacena en el nucléolo y, finalmente, se vuelve parte del ribosoma. Un segundo tipo, por lo general muy largo, es el mRNA resultante de la transcripción. Estas copias del DNA exhiben diferencias, en cuanto a durabilidad funcional, según el número de copias proteínicas que es necesario sintetizar. El RNA de transferencia (tRNA) representa un tercer tipo de RNA; éste es codificado también por el DNA nuclear. Deben existir por lo menos 20 clases diferentes de tRNA, cada una de las cuales corresponde a uno de los 20 aminoácidos. En realidad existen hasta 40 tRNA específicos. Cada tRNA está integrado por una sola cadena, pero está se pliega sobre sí misma para formar una estructura tipo trébol. Se forman cuatro asas y la punta abierta de la segunda de ellas contiene un **tripleto** llamado anticodón, el cual se adhiere a un codón específico del mRNA. En el

extremo 3' de la molécula, un codón terminal CCA está unido al aminoácido activado que el tRNA específico está transportando.

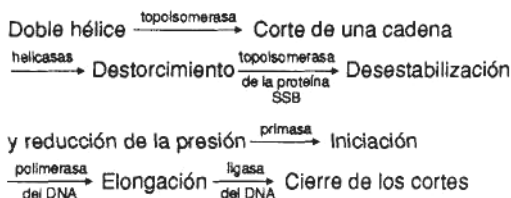
Asimismo, en el núcleo existen varios tipos especializados de RNA; por ejemplo, los que participan en la eliminación de los intrones. Las secuencias de codificación de algunos de los RNA sintetizados por el DNA de los organelos (mitocondrias, cloroplastos) difieren ligeramente de las de los RNA formados por el DNA nuclear.

7.9 A partir de nucleótidos activados, un segmento de DNA y extractos acelulares que contenían las enzimas necesarias, Arthur Kornberg logró sintetizar in vitro un DNA idéntico al segmento original; esto apoya la suposición de que el DNA funciona como molde durante su propia replicación. Sin embargo, estos experimentos no permitieron aclarar si la

replicación era semiconservadora o **conservadora** (es decir, si el DNA original se mantenía íntegro, sin mezclarse con el nuevo, pero de alguna manera realizaba la síntesis de una doble hélice idéntica). La índole semiconservadora de la replicación del DNA fue demostrada posteriormente por Matthew Meselson y Franklin Stahl, quienes para lograrlo usaron dos isótopos del nitrógeno. ¿Cómo cree el lector que lo hicieron?

Meselson y Stahl emplearon dos isótopos del nitrógeno, ^{14}N y ^{15}N , para determinar de manera específica el origen de cada una de las cadenas del DNA durante la replicación. Al incubar cadenas que contenían bases marcadas con ^{15}N (cadenas pesadas) en un medio en el que sólo había ^{14}N para la síntesis de nucleótidos, un solo ciclo de replicación produjo DNA cuyas cadenas tenían peso intermedio. Después de rigurosos análisis, se estableció que todo el DNA contenía una cadena pesada (la cadena progenitora ^{15}N) y una cadena ligera (recién sintetizada con bases ^{14}N). Esto demostró claramente que la replicación del DNA se efectúa de manera semiconservadora.

- 7.10** Elabore un diagrama de flujos en el que se muestren los principales sucesos de la replicación del DNA y se anoten las enzimas y otras proteínas relacionadas con ellos.



- 7.11** Puesto que la replicación del DNA se efectúa solamente en el sentido $5' \rightarrow 3'$ de la **nueva** cadena de DNA y como las dos cadenas de la doble hélice son antiparalelas, la replicación ininterrumpida sólo es posible en una de las cadenas molde (la cadena molde $3' \rightarrow 5'$). ¿Cómo supone el lector que ocurre la replicación de la cadena molde $5' \rightarrow 3'$?

El avance de la bifurcación (abertura de la hélice) respecto a la segunda cadena molde ocurre en la dirección $5' \rightarrow 3'$ y, por tanto, las polimerasas, que sólo pueden prolongar la cadena en la dirección $5' \rightarrow 3'$ y que por consiguiente deben avanzar en la dirección $3' \rightarrow 5'$ sobre el molde, tienen que replicar el DNA en sentido opuesto al de ese avance. La replicación no puede ser continua en esta cadena (llamada cadena **seguidora**), ya que las polimerasas deben aguardar la exposición de nuevos segmentos del molde, efectuada por el destorcimiento de la hélice, antes

de poder trabajar en forma retrógrada a partir de la bifurcación. El resultado es una serie de segmentos desconectados (**fragmentos de Okazaki**) que más tarde se unen para formar la cadena ininterrumpida.

- 7.12** La replicación es mucho más lenta en los eucariotes (40 a 50 pares de bases por segundo) que en los procariotes (500 pares de bases por segundo); sin embargo, el genoma eucariótico es mucho más complejo. En opinión del lector ¿qué mecanismo habrá surgido evolutivamente en los eucariotes para compensar esa lentitud de replicación?
- En los procariotes, la replicación tiende a ocurrir a partir de un solo punto de **iniciación**. Por el contrario, en los eucariotes la replicación comienza en **múltiples** sitios de iniciación; de esta manera, a pesar de que la velocidad de replicación de cada **replicón** (segmento de replicación) es más lenta, los replicones son mucho más pequeños y, debido a ello, la replicación global tarda menos tiempo.
- 7.13** ¿De qué manera producen mutaciones los mutágenos químicos y las radiaciones ionizantes?

Los mutágenos químicos imitan la estructura de las bases naturales y son incorporados en la cadena de DNA, bloqueando más tarde la transcripción de ésta. En algunos casos, el mutágeno químico actúa sobre las bases transformando una en otra, lo que equivale a una sustitución. La capacidad mutagénica de una sustancia puede estar relacionada con su carcinogenicidad, pues cabe la posibilidad de que la inducción de propiedades cancerosas en la célula está basada en la alteración de los procesos normales de información de la célula.

Con toda seguridad, el fundamento de la acción de las radiaciones ionizantes es la rotura de las cadenas de DNA. Esto puede inducir, secundariamente, adiciones, delaciones o sustituciones de bases. En el caso de la radiación ultravioleta, el mecanismo de mutación parece ser la formación de enlaces entre dos bases de timina adyacentes en la misma cadena. Una vez ligadas, dichas bases ya no pueden adherirse a sus bases complementarias (adeninas) de la cadena opuesta, lo que bloquea la transcripción y la replicación en el sitio donde se formó el dímero (T-T).

- 7.14** Aunque la **clonación** suele relacionarse con organismos completos, existe la posibilidad de clonar genes específicos al nivel macromolecular. Basiéndose en el uso de la reversotranscriptasa, sugiera un mecanismo que permita obtener copias múltiples de un gen determinado.

La reversotranscriptasa cataliza la formación de DNA sobre un molde de RNA. A partir de una célula que está sintetizando activamente la proteína codificada

por el gen en cuestión, es posible aislar el mRNA correspondiente. Luego, dicho mRNA puede servir como molde para sintetizar, mediante la reverso-transcriptasa, una molécula de DNA que contenga el gen deseado. Por último, esa molécula se incorpora a un plasmidio y éste, a su vez, se introduce en bacterias en cultivo, las cuales al dividirse producen copias múltiples del gen.

- 7.15 El desarrollo de la ingeniería genética ha sido motivo de preocupaciones, tanto morales como científicas. ¿Podría el lector citar algunas de ellas?

En muchas bacterias, los plasmidios utilizados para los estudios de recombinación contienen el gen que les confiere resistencia a los antibióticos. Se temía, durante las primeras tentativas de trasplante de DNA, que se crearan bacterias resistentes a todos los antibióticos conocidos. La posibilidad de una pandemia fuera de control que arrasara a la humanidad fue una de las muchas preocupaciones surgidas al evaluar las probables consecuencias de la manipulación del aparato genético.

Por otra parte, la clonación también ha sido motivo de cuestionamientos científicos y éticos. Dado que las técnicas de clonación no incluyen los procesos sexuales ordinarios de recombinación del material genético, se está omitiendo el mecanismo generador de variabilidad genética, lo que a la vez limita el potencial adaptativo del organismo y, por consiguiente, lo vuelve más vulnerable a las presiones selectivas. También se han cuestionado los aspectos legales relacionados con una posible clona humana, ya que ésta sería la réplica genética de un individuo, pero tendría que nacer de una mujer cuya única función sería servir como útero adoptivo, sin hacer aportación genética alguna a la clona. Los principales cuestionamientos se relacionan con quiénes serían los verdaderos padres de la clona, cuáles serían sus lazos de parentesco familiar, etc. En tales cuestionamientos participan, además de los biólogos, las comunidades legales y religiosas. En algunos países se han creado paneles especiales de discusión con el fin de estudiar los aspectos éticos y biológicos de la ingeniería genética.

Problemas complementarios

- 7.16 En 1964, Marshall Nirenberg rompió el código genético al demostrar que la secuencia UUU es el codón del mRNA que corresponde al aminoácido a) glicina, b) triptófano. c) valina. d) treonina. e) ninguno de ellos.
- 7.17 La virulencia del neumococo se relaciona con a) su cromosoma, b) su ribosoma. c) su cápsula. d) sus lisosomas. e) ninguna de estas opciones.
- 7.18 El DNA fue descubierto por a) Feulgen. b) Griffith. c) Mendel. d) Miescher. e) ninguno de ellos.
- 7.19 El cromosoma eucariótico contiene a) DNA. b) proteína. c) RNA. d) ovillos nucleosómicos. e) todas las opciones anteriores.
- 7.20 Hay tres puentes de hidrógeno entre las bases complementarias de adenina y timina. a) Verdadero, b) Falso.
- 7.21 Cada vuelta completa de la hélice de DNA tiene 10 bases de largo. a) Verdadero. b) Falso.
- 7.22 Un fragmento de información que influyó en Watson y Crick fueron las fotografías por difracción de rayos X del B-DNA realizadas por Rosalind Franklin. a) Verdadero, b) Falso.
- 7.23 Las dos cadenas helicoidales de DNA se mantienen unidas gracias a la presencia de enlaces covalentes. a) Verdadero, b) Falso.
- 7.24 La polimerasa del DNA participa en la formación del mRNA. a) Verdadero, b) Falso.
- 7.25 Meselson y Stahl demostraron claramente que la replicación del DNA es semiconservadora. a) Verdadero, b) Falso.
- 7.26 La región promotora interviene en la transcripción. a) Verdadero, b) Falso.
- 7.27 Algunas copias primarias son mucho más largas que los mRNA maduros debido a la presencia de intrones. a) Verdadero, b) Falso.
- 7.28 La traducción del código genético ocurre en el ribosoma. a) Verdadero, b) Falso.

- 7.29** Los intrones se localizan en los cromosomas circulares de los procariotes.
a) Verdadero, b) Falso.
- 7.30** El RNA de transferencia es de doble cadena a todo lo largo.
a) Verdadero, b) Falso.
- 7.31** ¿Cuál es más largo, a) el tRNA o b) el mRNA?
- 7.32** ¿Cuál es más estable, a) el DNA o b) el RNA?
- 7.33** ¿Cuáles son más voluminosas, a) las purinas o b) las pirimidinas?
- 7.34** ¿Cuál es más complejo, a) el cromosoma humano o b) el cromosoma bacteriano?
- 7.35** ¿Cuál pesa más, a) la ribosa o b) la desoxirribosa?

Respuestas

- | | | | | | | | |
|------|----|------|----|------|----|------|----|
| 7.16 | e) | 7.21 | a) | 7.26 | a) | 7.31 | b) |
| 7.17 | c) | 7.22 | a) | 7.27 | a) | 7.32 | a) |
| 7.18 | d) | 7.23 | b) | 7.28 | a) | 7.33 | a) |
| 7.19 | θ) | 7.24 | b) | 7.29 | b) | 7.34 | a) |
| 7.20 | b) | 7.25 | a) | 7.30 | b) | 7.35 | a) |

Reproducción celular

8.1 CICLOS CELULARES Y CICLOS DE VIDA

CICLOS CELULARES

La mayor parte de las células eucarióticas se reproducen a intervalos regulares para generar nuevas células hijas que contienen los materiales distribuidos de la célula original. La distribución de los materiales nucleares, particularmente de los cromosomas, se denomina **mitosis**. La división del citoplasma se llama **citocinesis**. Estos procesos (Fig. 8.1) forman parte de una larga secuencia de eventos conocida como **ciclo celular**: una repetición alternante de periodos de crecimiento celular seguidos por la reproducción de la célula. En muchas células la totalidad del ciclo, desde la fase G, hasta la citocinesis, se completa en un lapso de pocas horas; en otras células tarda muchos días, mientras que en otras más se estaciona permanentemente en una fase.

Las funciones vegetativas (no reproductivas) importantes de la célula ocurren durante la G₁. Éstas incluyen:

crecimiento, incremento del número de organelos y producción de sustancias para uso intracelular o para secreción. Por lo general, las células que no siguen dividiéndose están detenidas en la fase G₁ de su ciclo.

Durante la **fase S** se duplica el DNA del núcleo (en preparación para la posterior división del núcleo y sus cromosomas). También puede ocurrir que en ese momento se formen ciertas proteínas asociadas a los cromosomas, en tanto que la actividad metabólica de la célula disminuye notablemente.

Después de esta fase de síntesis ocurre un segundo intervalo, G₂, durante el cual se organizan los materiales necesarios para las estructuras especializadas que efectúan el movimiento de los cromosomas y la reproducción celular.

La célula inicia su proceso activo de división conforme la G₂ cede el paso a la mitosis en sí. Los cromosomas se vuelven visibles y se desplazan de manera ordenada y a continuación un conjunto de copias (cromátidas) emigra hacia cada polo de la célula. El citoplasma se divide y se forman dos nuevas células a partir del contenido de

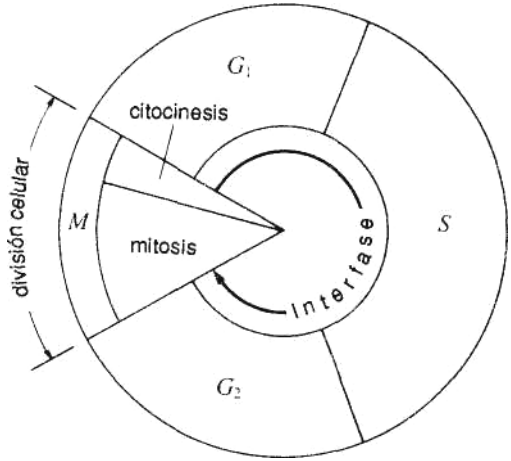


Fig. 8.1 El ciclo celular

la célula original. El ciclo celular está listo para comenzar de nuevo con una fase G_1 .

CICLOS DE VIDA

En los pocos organismos unicelulares que sólo se reproducen asexualmente, el ciclo celular representa la secuencia completa de los eventos que acontecen durante su vida. En los organismos unicelulares y pluricelulares que se reproducen sexualmente, el ciclo celular está integrado a una secuencia de fenómenos más compleja. En el proceso sexual ocurren invariablemente dos sucesos importantes. Uno de ellos es la unión de células sexuales especializadas (**gametos**), las cuales contienen material genético proveniente de dos fuentes distintas. El producto de esta fusión es el **cigoto**. En algunos organismos los gametos fusionados son iguales, pero en la mayoría de los organismos los gametos son estructuras especializadas dimórficas llamadas **espermatozoide y óvulo**. Cada uno de ellos posee únicamente la mitad del número de cromosomas que contienen las células no reproductivas (**somáticas**) del organismo. Trátese de gametos iguales (**isogametos**) o no (**heterogametos**), su unión, llamada **fecundación**, se traduce en una duplicación del número cromosómico. Cada gameto contiene un juego de cromosomas, por lo que la fecundación producirá un cigoto (óvulo fecundado) con dos juegos de cromosomas. Esta condición se llama estado **diploide** (también representado como $2n$), en tanto que la posesión de un solo juego es el estado **haploide** (n). Entre uno y otro evento sexual interviene la **meiosis**, un proceso de reducción del número de cromosomas. Este proceso, que ocurre en las células diploides, produce hasta cuatro células haploides. No podría efectuarse una serie de uniones sexuales sucesivas de no ser por la fase meiótica intermedia, ya que el número de cromosomas se duplicaría en cada fecundación.

Por lo común, los organismos pluricelulares exhiben una forma orgánica característica relacionada con las fases haploide y diploide. Esa alternancia entre una y otra fase, debida a la meiosis y a la fecundación, constituye el **ciclo de vida** de todos los organismos.

EJEMPLO1 La fase predominante en el ciclo de vida del helecho es el estado diploide. La planta de helecho formada por células diploides se denomina **esporofito** y consta de raíces, tallos y hojas. La meiosis se efectúa dentro de un grupo de sacos especializados que se localizan en el envés de la hoja y su resultado es la producción de numerosas esporas haploides. Estas últimas salen del saco y se dividen para generar la fase haploide llamada **gametofito**, que es una estructura pequeñísima y delgada con forma de corazón. Dentro de esta planta gametofítica se producen anterozooides (espermatozoides) y oosferas (óvulos) los cuales, al unirse durante la fecundación, generan finalmente otro esporofito. Este cambio entre el gametofito haploide y el

esporofito diploide recibe el nombre de **alternancia de generaciones**.

8.2 LOS CROMOSOMAS COMO GENES EMPACADOS

La información necesaria para realizar las actividades de cada célula está contenida en una molécula maestra vital. A partir de la década de 1940, se acepta que el DNA es esa molécula fundamental para la vida. (Algunas cepas de virus, los cuales se encuentran en las fronteras entre lo vivo y lo no vivo, utilizan RNA como sustancia maestra.) Entre las bacterias, casi todo el DNA de la célula se encuentra en la cadena circular sencilla de DNA desnudo que constituye el cromosoma bacteriano. Hay un poco de DNA fuera del cromosoma en forma de pequeños anillos (plasmidios; véase el Cap. 7). En los eucariotes, los cromosomas son numerosos cuerpecillos lineales con aspecto de barra. El DNA del cromosoma eucariótico está asociado íntimamente con pequeñas proteínas básicas llamadas **histonas**. Un conjunto de ocho moléculas de histona (Cap. 7, Fig. 7.5) conforma una unidad llamada **nucleosoma**, alrededor del cual se enrollan segmentos de DNA de varios cientos de pares de bases de largo. El cromosoma está formado en su totalidad por unidades nucleosómicas repetidas. Un enrollamiento ulterior del DNA acerca los nucleosomas entre sí hasta que el cromosoma semeja una densa banda de 30 nm de ancho. Durante la mitosis, esas bandas también se enrollan, produciendo así el grosor característico de los cromosomas que se observan en esta fase del ciclo celular. En los procariotes y los eucariotes por igual, los genes existen en forma de segmentos específicos de DNA a lo largo del cromosoma. En los procariotes, los genes estructurales están dispuestos a modo de una secuencia ininterrumpida a lo largo del cromosoma, separados tan sólo por regiones reguladoras y por las señales de inicio y terminación asociadas con el encendido y el apagado de la transcripción (Cap. 7). En los eucariotes, el DNA está empacado dentro de unidades nucleosómicas enrolladas. Aunque el material genético existe como una región específica del cromosoma, esta cadena de estructuras tipo ovillo no es divisible nítidamente en unidades génicas específicas. Se calcula que un gen ordinario abarca unas cuatro unidades nucleosómicas del cromosoma. Por otra parte, se demostró que sólo cerca de un tercio del DNA presente en el cromosoma eucariótico es traducible realmente en proteínas. El cromosoma de los procariotes sí existe en forma de una sola unidad (es haploide), de modo que cada gen puede expresarse sin interactuar con el gen correspondiente de un cromosoma homólogo. Los cromosomas eucarióticos existen como pares homólogos (son diploides) durante la mayor parte del ciclo de la vida del organismo, de manera que su expresión génica está

sujeta a la modulación resultante de la interacción de un gen con otro.

La mayor parte de los genes de las formas procarionóticas se encuentran en el cromosoma circular único, aunque es posible que haya unos cuantos en un plasmidio. En los eucariotes, los genes están dispersos entre los cromosomas que integran el conjunto que caracteriza a la especie. El conjunto cromosómico de cada especie tiene un número particular y una morfología característica (**carlotipo**) y los genes ocupan el mismo locus (sitio o posición) de un cromosoma determinado. Las alteraciones del número o la estructura de los cromosomas suelen relacionarse con anomalías genéticas.

EJEMPLO 2 El cariotipo normal de los seres humanos consta de 23 pares de cromosomas. Cada par cromosómico recibe un número conforme a sus dimensiones. El vigésimo-tercer par corresponde a los cromosomas sexuales: un par de cromosomas X en la mujer y un cromosoma X y un cromosoma Y en el varón. Las células de algunos individuos presentan un tercer cromosoma 21; esta situación, llamada **trisomía**, es la causa del **síndrome de Down**. Las personas afectadas por el síndrome tienen retraso mental y pueden exhibir anomalías en su desarrollo; poseen rostro redondo característico, párpados epicanáticos y algunos de ellos padecen leucemia al llegar a una edad avanzada.

8.3 MITOSIS

La mitosis es el proceso durante el cual los cromosomas se distribuyen equitativamente entre las dos nuevas células resultantes de la división de la célula madre. Durante la fase S de la interfase, antes de la mitosis en sí, se replica cada uno de los cromosomas. Las dos cadenas cromosómicas (**cromátidas**) son idénticas en cuanto a material genético y se encuentran unidas por medio de una región constreñida a la que se denomina **centrómero**. Dentro del centrómero hay uno o más anillos proteínicos llamados **cinetocoros**. Estos últimos desempeñan un importante papel en la fijación de las fibras del huso acromático a los cromosomas y en la migración subsecuente de dichos cromosomas.

La mitosis se divide en cuatro fases principales: profase, metafase, anafase y telofase (Fig. 8.2). En la **profase**, que es la relativamente prolongada primera fase de la división, se degrada la membrana nuclear y se forma el huso acromático.

EJEMPLO 3 En la mayoría de las células animales y en algunos hongos existe una región **centrosómica** situada justo afuera de la membrana nuclear. Dentro del centrosoma se encuentran dos pares de centriolos. Los **centriolos** existen por pares y cada uno de ellos es una pequeña barra cilíndrica perpendicular a su compañera. Los pares de centriolos migran hacia los polos opuestos de la célula, donde

parecen asociarse con el **huso acromático** o **huso mitótico**. Los centriolos se replican durante la interfase. Cuando están presentes, en cada polo puede formarse alrededor de ellos un conjunto de rayos microtubulares en forma de estrella denominados **ásteres**. Es muy rara la presencia de centriolos y ásteres en las plantas superiores. Los filamentos microtubulares que constituyen el huso acromático producen en las plantas una estructura en forma de barril, pero en los animales cada extremo del huso está aguzado. Es probable que esa diferencia se relacione con la influencia de los centriolos.

Los cromosomas se condensan y empiezan a moverse hacia el **piano ecuatorial** (medio) de la célula. La **metafase** se caracteriza por el alineamiento exacto de los cromosomas en el plano ecuatorial. Al comienzo de la **anafase**, los centrómeros de cada par cromosómico se parten de modo que cada una de las cromátidas se convierta en un cromosoma independiente. Guiada por la fibra del huso acromático unida a ella, una de las cromátidas de cada par se desplaza hacia uno de los polos, mientras que la otra cromátida se aleja hacia el polo opuesto.

EJEMPLO 4 Los movimientos migratorios precisos de los cromosomas durante la mitosis (y la meiosis) se deben en buena medida al huso acromático. Esta trama rígida y semisólida de microtúbulos está formada cuando menos por tres tipos de fibras huecas. Uno de esos tipos se prolonga ininterrumpidamente desde uno de los polos hasta llegar casi al otro, traslapándose con las fibras provenientes de éste último. El segundo tipo está adherido a los anillos cinetocóricos del centrómero y posiblemente se derive de ellos. El tercer tipo se observa en el espacio que separa las cromátidas en migración conforme éstas se desplazan hacia los polos opuestos.

Las subunidades básicas de las fibras del huso acromático están presentes en la célula desde antes de la mitosis. Gracias a ello, el ensamblaje y el desensamblaje del aparato acromático pueden efectuarse con gran rapidez.

A pesar de que al principio de la mitosis cada par cromosómico tiene una sola región centromérica, cada una de las dos cromátidas posee su propio cinetocoro y de éste pueden surgir microtúbulos del huso acromático. El cinetocoro de una cromátida se relaciona con uno de los polos mediante los microtúbulos, mientras que el de la cromátida hermana se relaciona de igual manera con el otro polo. Esto explica el hecho de que cada cromátida emigre en dirección opuesta a la de su cromátida hermana. Los análisis del centrómero indican que éste tiene una composición de bases única.

Una vez que los cromosomas llegan a los polos opuestos, comienza la última fase de la mitosis: la **telofase**. Los cromosomas pierden poco a poco su capacidad de coloración al empezar a perder la superespiralización. El nucléolo, que tiende a desaparecer durante la profase, empieza a formarse de nuevo

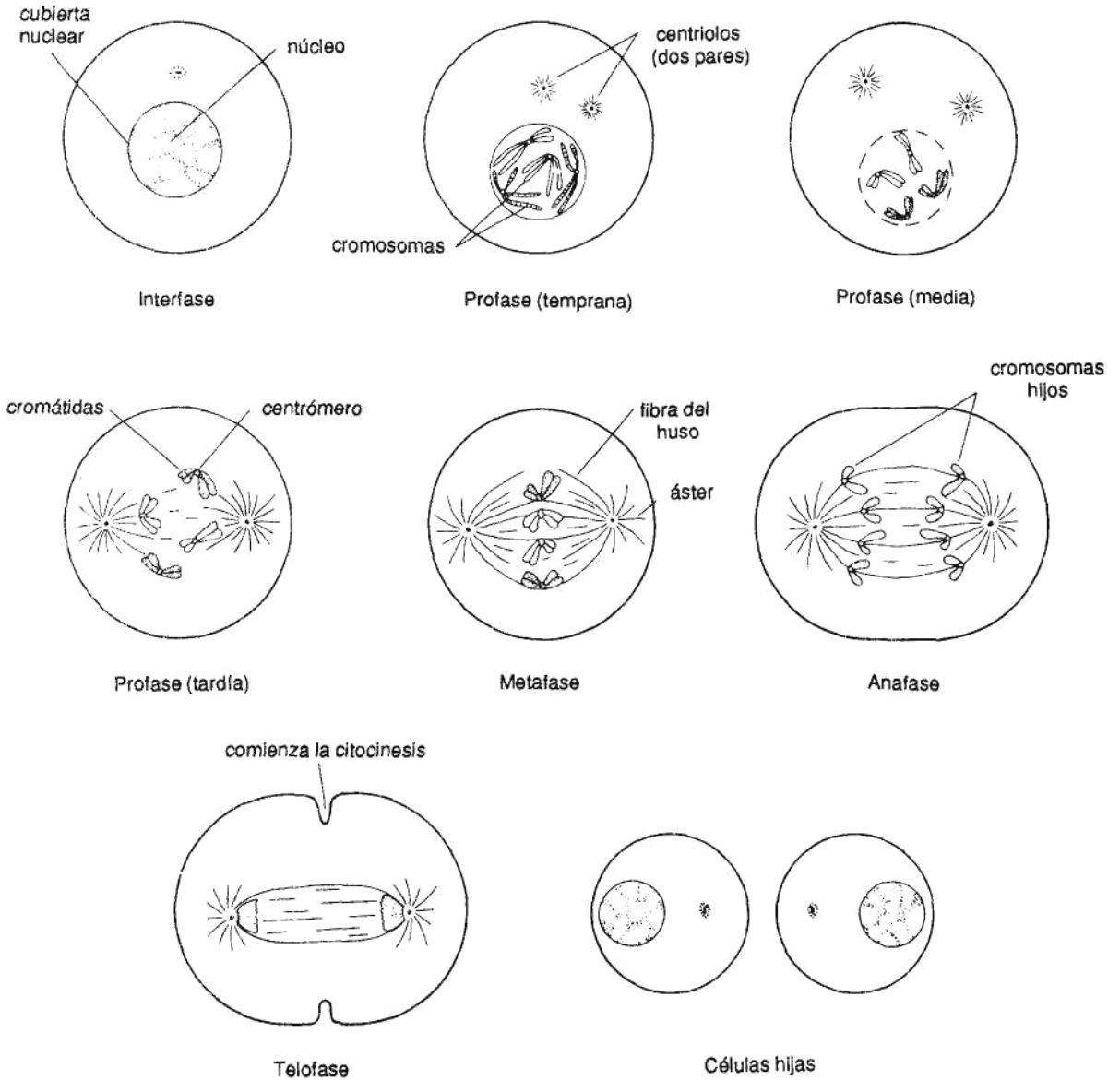


Fig. 8.2 Mitosis (en animales)

en regiones organizadoras nucleolares específicas de ciertos cromosomas. El huso acromático se degrada a sus macromoléculas constituyentes y comienza a formarse una nueva membrana nuclear en torno a cada uno de los dos conjuntos de cromosomas agrupados en sus polos respectivos. Puede considerarse que la telofase es una profase invertida.

Al terminar los fenómenos de la división nuclear, el citoplasma empieza a dividirse mediante un proceso denominado citocinesis. Aunque este fenómeno es distinto

en las plantas y en los animales, los resultados son los mismos: la formación de dos células independientes.

En las células animales comienza a formarse un surco de segmentación en forma de un estrechamiento en la superficie celular de la región del plano ecuatorial. Ese estrechamiento se extiende y profundiza hasta que la célula original queda totalmente partida en dos y cada nueva célula contiene un juego cromosómico completo gracias a la mitosis precedente. En algunas plantas primitivas se observa crecimiento de la membrana plasmática

y la pared celular, desde la superficie hacia adentro, hasta que se forma un tabique completo. Sin embargo, en todas las plantas superiores la citocinesis comienza cerca del punto medio de la célula con la formación de una **placa celular** interna a lo largo del plano ecuatorial, el centro del antiguo huso acromático. Primero se observa una estructura anular formada principalmente por proteína, el **fragnoblasto**, pero luego ocurre la creación de la placa celular plana. Esa placa se extiende poco a poco hasta la superficie de la célula y divide a ésta en dos nuevas células. Luego, para completar el proceso de división celular, sacos membranosos derivados del complejo de Golgi llevan hasta el tabique nuevo material para la pared celular. La división celular de los procariotes (bacterias y cianobacterias) es menos compleja. El cariotipo total de la célula es una cadena circular sencilla de DNA adherida por uno de sus extremos a la membrana plasmática. En el momento de la división, ese cromosoma empieza a replicarse. Para cuando la replicación está completa, los dos cromosomas resultantes se encuentran adheridos a la membrana plasmática. La célula entera se alarga, incluso desde antes de la replicación de los cromosomas, de modo que la citocinesis ocurre inmediatamente después de la fijación de la copia cromosómica a la membrana. La membrana recién sintetizada, e incluso el nuevo material de la pared celular, penetran desde la superficie a lo largo de la línea media de la célula hasta dividirla por completo en dos nuevas células hijas, las cuales se convierten en entidades independientes.

6.4 MEIOSIS

La unión de los gametos durante la reproducción sexual siempre da por resultado una duplicación del número cromosómico. Para mantener la homeostasis en términos del número cromosómico, los gametos que se unen son haploides y no diploides gracias a un par de divisiones celulares especiales que segregan los cromosomas homólogos entre las células resultantes. El proceso que tiene estos resultados se llama **meiosis**, término derivado de la palabra griega que significa "disminuir". Es probable que la meiosis haya surgido como una modificación de la mitosis y que presente muchas de las características de ésta.

En los animales, las dos divisiones de la meiosis producen gametos haploides, los cuales acaban por unirse para formar un cigoto diploide. En muchas células algáceas, la meiosis ocurre inmediatamente después de la fecundación para producir las células haploides que constituyen la forma de vida predominante de esos organismos. En muchas células vegetales, la meiosis ocurre tiempo después de la fecundación, de modo que en las plantas se observan fases alternantes haploides y diploides. Las plantas más primitivas pasan la mayor parte de

su ciclo de vida en la fase haploide (gametofito), mientras que las plantas superiores se caracterizan por una fase diploide dominante (esporofita). Estas variaciones en el momento de la meiosis dentro del mundo vivo no deben enmascarar la importancia que tiene el proceso intermedio de reducción para compensar, en todos los organismos, el incremento del número cromosómico al ocurrir la fusión sexual.

PRIMERA DIVISIÓN MEIÓTICA

La meiosis comienza de una manera parecida a la mitosis (Fig. 8.3): cada cromosoma se replica durante la fase S de la interfase y la profase empieza después de la G₂ con una mayor espiralización y condensación de cada par de cromosomas. Al igual que en la mitosis, la membrana nuclear empieza a disolverse, los centriolos se dirigen hacia los polos opuestos de la célula y los cromosomas migran hacia el plano ecuatorial. Las fibras del huso acromático comienzan a formarse a partir de los microtúbulos y desaparecen los nucléolos. Sin embargo, en poco tiempo empiezan a notarse diferencias importantes. La profase de la meiosis I es un proceso mucho más prolongado y extenso que la profase de la mitosis y, de hecho, se divide en subetapas. La mayor diferencia ocurre al principio de la profase, cuando los cromosomas homólogos empiezan a organizarse misteriosamente por pares (**sinapsis**). Los homólogos se tocan en uno o en varios puntos, luego, las cromátidas parecen unirse para formar una apretada estructura de cuatro cadenas a la que se denomina **tetrada**. Cuando la tetrada empieza a aflojarse, hacia el final de la profase, los cromosomas individuales de cada tetrada comienzan a separarse. En ese punto todavía puede haber algunos enlaces físicos entre las cromátidas de un cromosoma homólogo y las del otro. Esas estructuras, que parecen desafiar la tendencia de los homólogos a separarse, se denominan **quiasmas**. Cada uno de los quiasmas formados a lo largo de los diversos homólogos representa un punto en el que un segmento de una cromátida se rompió físicamente y se intercambió con el segmento correspondiente de la otra cromátida del cromosoma homólogo. Este intercambio de material cromosómico entre las cromátidas de los dos cromosomas homólogos se denomina **entrecruzamiento** y ocasiona la formación de cromosomas híbridos en los que hay material genético mixto (Sec. 8.6 y Fig. 8.5).

La metafase de la meiosis I consiste en la alineación de los pares de cromosomas homólogos —ahora separados casi por completo— en el plano ecuatorial. Dichas estructuras siguen llamándose tetradas, ya que los homólogos se mantienen en yuxtaposición. Sin embargo, en vez de haber una sola línea de centrómeros en el ecuador, lo cual es característico de la metafase mitótica, hay una doble línea de centrómeros. El número total

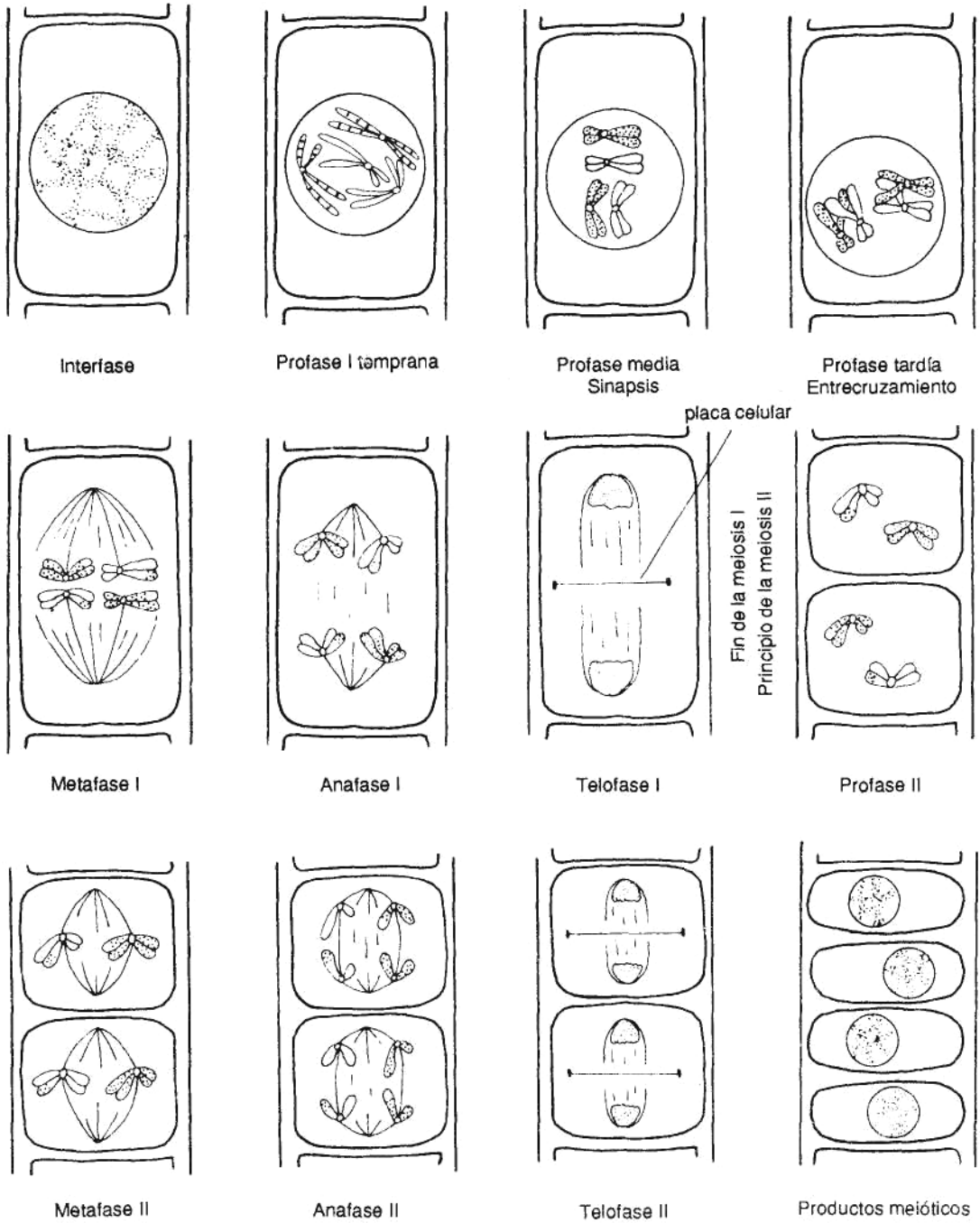


Fig. 8.3 Meiosis

de tetradas en el ecuador es igual al número haploide (1n) de la especie.

Durante la anafase de la meiosis I no hay rompimiento de los centrómeros, sino que los cromosomas enteros se separan de modo que uno de los homólogos se desplaza hacia un polo mientras que el otro se mueve hacia el polo opuesto. Esto da por resultado la formación de juegos individuales de cromosomas (sin dos cromátidas) agrupados en cada uno de los polos y, de ese modo, la condición diploide (2n) se reduce efectivamente a la haploide (n). Lógicamente, esta primera división de la meiosis se denomina **división por reducción**.

En la telofase subsecuente, los cromosomas con dos cromátidas pierden lentamente su densidad, se forma una nueva membrana nuclear alrededor de cada juego haploide de cromosomas dobles y comienzan los fenómenos usuales de la telofase. Entre la telofase I y la profase II ocurre una breve fase llamada **intercinesis**. Sin embargo, no hay síntesis de material genético y en algunos casos los cromosomas no pierden por completo su configuración condensada antes de comenzar la segunda división meiótica.

SEGUNDA DIVISIÓN MEIÓTICA

Durante la segunda división meiótica, llamada **división igualadora**, un juego haploide de cromosomas replicados de cada nueva célula migra hacia el plano ecuatorial y se alinea formando una sola fila de centrómeros. Ahora sí se parten los centrómeros y las cromátidas de cada cromosoma migran hacia los polos opuestos. Cada una de las dos células resultantes de la meiosis I producirá dos nuevas células, de modo que el proceso meiótico total produce cuatro células haploides. En algunos casos sólo surge una célula funcional como resultado de todo el proceso meiótico, ya que en muchas especies cada una de las dos divisiones meióticas produce una célula funcional y un diminuto cuerpo polar que pronto se degenera. Incluso llega a suceder que el primer cuerpo polar sufra la segunda división meiótica antes de desintegrarse. La formación de los gametos (**gametogénesis**) en las hembras (**ovogénesis**) es similar a la formación de gametos en los machos (**espermatoogénesis**) en cuanto al comportamiento de los cromosomas. No obstante, suelen haber diferencias entre los sexos en lo que respecta a la

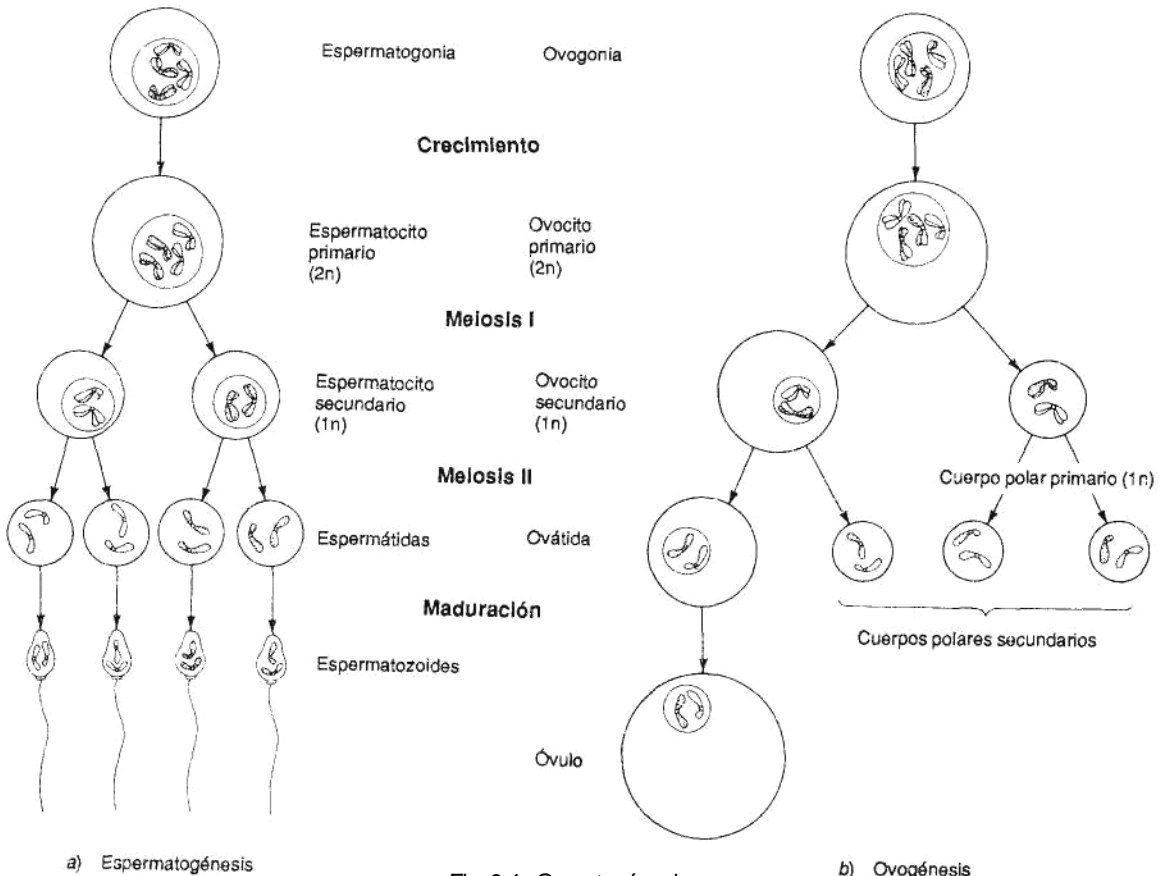


Fig. 8.4 Gametogénesis

distribución del citoplasma entre las células hijas y a la modificación de éstas (Fig. 8.4).

EJEMPLO 5 Los **óvulos** se derivan de células diploides llamadas **ovogonias**, las cuales se localizan en los folículos del **ovario**. Esas ovogonias pueden crecer y sufrir modificaciones preparatorias previas a la división meiótica. Al llegar el momento de esta división, las ovogonias empiezan a llamarse **ovocitos primarios**. El resultado de la primera división meiótica es un voluminoso **ovocito secundario** (que contiene la mayor parte del citoplasma original) y un diminuto **cuerpo polar**. Tanto el ovocito secundario como el cuerpo polar tienen un juego cromosómico haploide, pero el ovocito retiene la mayor parte del material alimenticio de la célula. Durante la segunda división meiótica se vuelven a formar una célula voluminosa y un segundo cuerpo polar. La célula grande se desarrolla para convertirse en un óvulo maduro, mientras que el cuerpo polar se desintegra. En caso de que el primer cuerpo polar sufra la meiosis II, los dos cuerpos polares resultantes se degradan poco después. El resultado de la meiosis en las hembras de los animales es la producción de un solo óvulo haploide de gran tamaño.

En los machos, las **espermatoogonias** diploides proliferan mitóticamente en los testículos dentro de estructuras especiales denominadas, con gran acierto **tubos seminíferos**, que significa "tubos que contienen semillas". Al madurar, esas espermatoogonias sufren modificaciones para convertirse en **espermatoocitos primarios**, las células que sufren la primera división meiótica para formar **espermatoocitos secundarios** haploides. Cada uno de los espermatoocitos secundarios sufre la meiosis II para producir un total de cuatro células haploides con cromosomas de cadena sencilla, ya que la segunda división meiótica es igualadora y consiste en la simple separación de las cromátidas de los juegos cromosómicos haploides.

Las cuatro células son viables y, a diferencia del fenómeno de los cuerpos polares de la ovogénesis, por lo común tienen cantidades equitativas de citoplasma. Las células resultantes del proceso global de meiosis se llaman **espermátidas**. Dichas células todavía tienen que sufrir considerables modificaciones citoplásmicas antes de ser liberadas como **espermatozoides** funcionales. Durante ese proceso, tomando los seres humanos como ejemplo, casi todo el citoplasma se modifica para integrar una pieza media motora y una larga cola (flagelo). La pieza media tiene gran cantidad de mitocondrias, las cuales generan la energía necesaria para que esa subestructura agite la cola, que se encarga de la movilidad del espermatozoide. La cabeza del espermatozoide, análoga a la carga explosiva detonadora situada en la cabeza de un cohete, consta en esencia del núcleo espermático desnudo. Cerca de la punta se observa una estructura especializada, el **acrosoma**, proveniente de las vesículas de Golgi del espermatozoide. Dicha estructura contiene varias enzimas hidrolíticas que permiten al espermatozoide penetrar a través de la gelatina protectora que envuelve al óvulo. La cabeza está separada de la pieza media por un corto cuello. La cola se forma como una prolongación de dicha pieza.

En los seres humanos, el feto femenino empieza a formar las células (**ovogonias**) que, después del nacimiento y el desarrollo, se quedarán suspendidas en forma de óvulos

dentro de los ovarios. Es decir, esas células comienzan a sufrir la meiosis mientras están todavía en el embrión, pero quedan suspendidas en la profase de la meiosis I. Ese estado de "suspensión animada" persiste hasta poco antes de la fecundación; la segunda división meiótica ocurre hasta después de la fecundación. En los varones, la meiosis no se inicia sino hasta que el individuo alcanza la madurez sexual.

8.5 UN POSIBLE MECANISMO DE ENTRECruzAMIENTO

Se tienen pruebas de que, en los cromosomas en sinapsis, una serie de elementos axiales formados por proteínas corren a lo largo de cada cromosoma y sirven como una delgada estructura de soporte para las cromátidas. Más tarde se forman puentes proteínicos entre los dos ejes para integrar una estructura muy compleja en la que se observan lazos de DNA junto con RNA. El conjunto de varillas proteínicas longitudinales de cada cromosoma, junto con las protuberancias laterales que los unen conectando las cuatro cromátidas, se llama **complejo sinaptonémico**. Es mediante la formación y la continua influencia de este complejo situado entre los homólogos pares, que los elementos individuales de la tetradilla quedan perfectamente alineados entre sí.

Más adelante en la meiosis, cuando los cromosomas se separan (en el proceso de **desunión**), el complejo sinaptonémico empieza a desarmarse. Algunos investigadores atribuyen al complejo sinaptonémico la tendencia de las cromátidas hermanas a mantenerse unidas entre sí durante la meiosis I. Sin embargo, la mayoría de los citólogos opinan que ese fenómeno se debe a la incapacidad de los centrómeros para dividirse.

Se dispone de pruebas convincentes de que en algunas especies ocurre un engrasamiento proteínico de los puentes del complejo sinaptonémico en los sitios que más adelante se convertirán en quiasmas. Se supone que esos **nódulos de recombinación** participan en la separación de las cromátidas homólogas en el mismo sitio y en el intercambio de los dos segmentos cromatídicos resultantes. Este empalme de un segmento de la cromátida materna al "muñón" de una cromátida paterna y la subsecuente unión del segmento correspondiente de la cromátida paterna al "muñón" materno produce los cromosomas híbridos que contribuyen a aumentar la variabilidad genética.

Cuando al final de la profase de la meiosis I los cromosomas empiezan a separarse tienden a mantenerse unidos por los quiasmas. El hecho de que el número de quiasmas sea aproximadamente igual al número de nódulos de recombinación formados dentro del complejo sinaptonémico, se considera una prueba contundente de que esos nódulos de recombinación participan en el

entrecruzamiento. La regularidad del número de quiasmas formados durante la meiosis sugiere que el entrecruzamiento no es un fenómeno fortuito, sino un mecanismo normal de incremento de la variabilidad genética.

8.6 REPRODUCCIÓN SEXUAL Y VARIABILIDAD GENÉTICA

Una explicación de la universalidad de la reproducción sexual es que genera una variabilidad genética sobre la cual pueden actuar las fuerzas evolutivas. Si todos los organismos de una especie fueran exactamente iguales, todos serían destruidos cuando el ambiente se tornara inhóspito. Por el contrario, si los miembros de la misma especie son más variables en sus características, los cambios ambientales que destruyen algunas variantes no afectan a otras. La variación, al darle flexibilidad a la especie, incrementa sus probabilidades de supervivencia cuando tiene que enfrentar cambios en su entorno.

Ya vimos que la mutación genética es una fuente de variación; sin embargo, su expresión no depende necesariamente de la reproducción sexual. Dado que pone juntos dos genomas totalmente distintos, la reproducción sexual aumenta significativamente la variabilidad genética. Y para complementar esa variabilidad, la meiosis introduce otras dos fuentes de recombinación genética.

La primera de esas fuentes es la recombinación de los cromosomas enteros. Recuérdese que en el cigoto diploide, uno de los cromosomas homólogos de cada par cromosómico proviene del padre (cromosoma paterno), mientras que el otro corresponde a la madre (cromosoma materno); por tanto, la mitad de los cromosomas son paternos y la mitad, maternos. Con todo, el organismo resultante del cigoto acabará por producir gametos haploides. En vista de que durante la meiosis I los homólogos paternos y maternos se alinean al azar unos frente a

otros en ambos lados del plano ecuatorial, cada célula hija resultante contendrá una mezcla haploide particular de cromosomas maternos y paternos (y, por tanto, de genes y caracteres maternos y paternos). Es probable que algunas de esas combinaciones jamás hayan existido en la condición haploide. Además, cuanto mayor sea el número de pares de cromosomas del organismo, mayor será la variabilidad potencial de sus gametos. La importancia de esta recombinación de los cromosomas se estudia más a fondo en el capítulo 9, que trata de los mecanismos de la herencia.

EJEMPLO 6 En una célula que sólo posee un par de cromosomas homólogos sólo pueden haber dos clases generales de gametos al terminar la meiosis: células con el cromosoma materno y células con el cromosoma paterno. Es decir, entre los numerosos gametos resultantes de la gametogénesis, aproximadamente el 50% contendrán el homólogo materno y 50%, el paterno. En las células cuyo número cromosómico es 4 pueden formarse dos tetradas: M_1P_1 y M_2P_2 . Por tanto, al final de la meiosis habrá cuatro clases diferentes de gametos: M_1M_2 , M_1P_2 , P_1M_2 y P_1P_2 . La fórmula matemática que permite calcular el número de clases de gametos que podrían resultar de una célula en meiosis es 2^n , donde n representa el número haploide (número de tetradas). En el ser humano, cuyo n es 23, hay 2^{23} (es decir, más de ocho millones) de clases diferentes de gametos posibles; esto tan sólo a partir de la recombinación de los cromosomas maternos y paternos entre los gametos. Cada óvulo o espermatozoide puede contener todos los cromosomas maternos, todos los paternos o cualquier combinación de ambos.

La segunda fuente de variación por combinación cromosómica es el entrecruzamiento. También en este caso, la combinación ocurre entre los cromosomas maternos y paternos, pero se realiza dentro de cada par de homólogos. Tal como sucede con la distribución

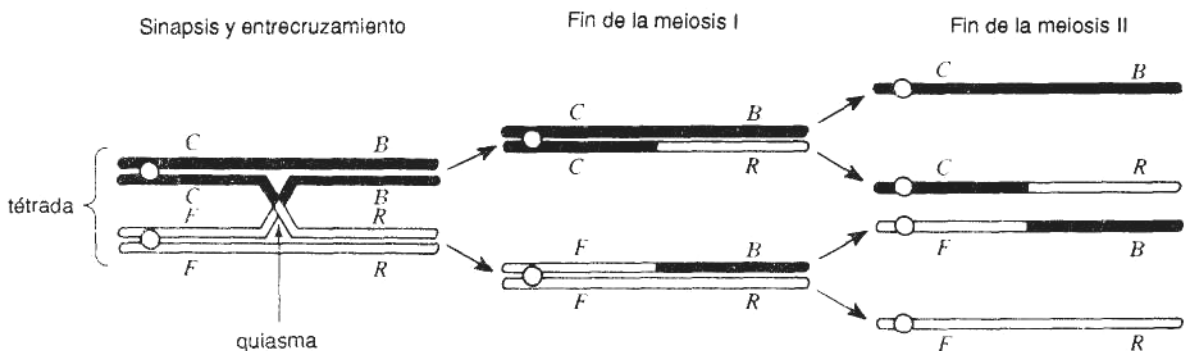


Fig. 8.5 Entrecruzamiento

independiente de los cromosomas enteros, el entrecruzamiento multiplica los tipos de gametos que pueden formarse y, por tanto, aumenta la variabilidad.

EJEMPLO 7 Supóngase que un cromosoma tiene un alelo (S) que determina flores azules y que en otro locus génico posee un alelo (C) que dicta hojas rizadas (Fig. 8.5). Asimismo, supóngase que el cromosoma homólogo tiene en esos mismos loci (plural de locus) los alelos para flores rojas (R) y hojas dentadas (F). Si no hubiera entrecruzamiento, sólo podrían formarse dos tipos de gametos respecto a esos

alelos: SC y RF. Sin embargo, gracias al entrecruzamiento, también son posibles otros dos gametos: SFy RC.

Si se toman en consideración los miles de loci génicos existentes, las posibilidades de variación por entrecruzamiento son enormes. El efecto de esa variación se intensifica por el hecho de que los loci génicos de un cromosoma suelen interactuar entre sí, de modo que sus efectos van más allá de la simple suma de las actividades de los loci en cuestión.

Problemas resueltos

8.1 En los organismos unicelulares que se reproducen asexualmente, el ciclo celular y el ciclo de vida son exactamente lo mismo. Explique.

En los seres unicelulares asexuales no hay fecundación; por consiguiente, aparte de la mitosis, no requieren procesos homeostáticos para mantener constante su número cromosómico. Los organismos que se reproducen sexualmente duplicarían su conjunto cromosómico en cada fecundación si no pudieran partir a la mitad ese número mediante la meiosis. Esa alternancia de generaciones entre la fase diploide y la fase gamética haploide, que es adicional al ciclo celular, es innecesaria en los organismos asexuales. Poi tanto, el ciclo de vida abarca solamente los fenómenos del ciclo celular.

8.2 ¿En qué se diferencia la reproducción celular de los procariotes respecto a la de los eucariotes?

La división celular en los procariotes es menos compleja que en los eucariotes, lo cual se debe en parte a que en los primeros sólo hay un cromosoma. Gracias a ello, es innecesaria la compleja red de estructuras secundarias que intervienen en la separación de los cromosomas homólogos de los eucariotes. Conforme se replica el cromosoma de DNA circular único, las dos cadenas circulares resultantes se fijan independientemente a la membrana plasmática. Luego, la célula sufre citocinesis, durante la cual se profundizan la membrana y la pared celular hasta que las dos células hijas se separan.

En los eucariotes, cada uno de los cromosomas filiformes, que en algunos casos son muy numerosos, se replica y luego pasa por el complejo proceso de la mitosis. Durante ese proceso ocurren considerables modificaciones de los cromosomas y surgen el huso acromático y otras estructuras que influyen sobre la migración de los cromosomas.

En los procariotes no existe la forma especial de división celular que da por resultado una reducción del número cromosómico (meiosis), ya que en ellos sólo existe la condición haploide. Aunque también hay procesos sexuales en los procariotes —cuando menos entre las bacterias—, estos no se basan en la formación y unión de gametos. Las bacterias se conjugan simplemente y durante ese proceso, que no se relaciona de una manera clara con la reproducción, ocurre el intercambio de material genético (Cap. 7).

8.3 ¿En qué se diferencia la mitosis de las células vegetales respecto a la que ocurre en las células animales?

Los fenómenos nucleares básicos que ocurren durante la mitosis son similares en las plantas y los animales. Las principales diferencias se relacionan con la citocinesis y con las estructuras auxiliares relacionadas con el movimiento de los cromosomas. Esas diferencias son más notorias en las células de las plantas y los animales superiores. En las células protistas y micóticas, las variaciones son menos uniformes y en ellas pueden observarse por igual las características de los patrones mitóticos de las plantas o los animales.

8.4 Dada la índole efímera del ensamblaje y el desensamblaje del aparato microtubular y los diversos tipos de microtúbulos presentes en el huso acromático, ¿qué clase de mecanismos se encargarán de la migración de los cromosomas?

Todavía no se aclara por completo el mecanismo que permite a las fibras del huso dirigir la migración de los cromosomas. Existen varias posibilidades. Una explicación, basada en la forma de V de casi todos los cromosomas en migración, es que el

cinetocoro se desplaza activamente a lo largo de la pista microtubular; otra es que la fibra, al acortarse por pérdida de subunidades en los polos, tira del cinetocoro. Una alternativa más es que la elongación del huso original separa los polos y arrastra consigo a los cromosomas a lo largo del huso acromático. Por último, cabe la posibilidad de que la prolongación de las fibras del huso acromático que se forman entre las cromátidas en migración también sea la causa del desplazamiento. Es probable que todos o algunos de estos mecanismos participen en el proceso de migración de varias células. Una parte vital de algunos de esos mecanismos es el estado dinámico continuo de ensamblaje y desensamblaje de las unidades microtubulares de las fibras del huso.

8.5 Durante la mitosis, las cromátidas hermanas se separan y migran hacia los polos opuestos. ¿Por qué no ocurre lo mismo durante la meiosis I?

Durante la mitosis, los dos cinetocoros respectivos del cromosoma están fijos mediante microtúbulos a diferentes polos (opuestos). Por tanto, se desplazan en direcciones contrarias durante la migración. En la meiosis I, las dos cromátidas del cromosoma están unidas por el centrómero a uno solo de los polos (mientras que el cromosoma homólogo está unido al otro polo); por tanto, en la anáfase las dos cromátidas se desplazan en la misma dirección.

8.3 ¿Cuál es la diferencia entre la profase de la meiosis I y la profase de la mitosis?

La profase de la primera división meiótica tarda mucho más que la profase de la mitosis. Se subdivide en las siguientes etapas funcionales:

1. **Leptoteno.** Los cromosomas empiezan a enrollarse y a condensarse, volviéndose visibles en forma de largos y delgados filamentos. Desde luego, la replicación se efectúa durante el periodo S de la interfase, pero todavía no pueden verse las cromátidas individuales. La membrana nuclear empieza a degradarse y los centriolos, cuando están presentes, se desplazan hacia los polos. Los nucléolos desaparecen como estructuras bien definidas.
2. **Cigoteno.** Los cromosomas inician el proceso de sinapsis al hacer contacto entre sí en varios puntos. Empiezan a aparecer las fibras del huso acromático.
3. **Paquiteno.** Se completa la sinapsis y cada locus génico de uno de los homólogos está yuxtapuesto al locus génico correspondiente en el otro homólogo. Puesto que están unidos dos cromosomas, la configuración resultante se llama **biva lente** (con dos partes).
4. **Diploteno.** Ahora son claramente visibles las dos cromátidas de cada uno de los cromosomas pareados; la estructura entera se denomina **tetrada** porque parece tener cuatro filamentos.

Durante este periodo puede ocurrir una intensa síntesis de RNA a lo largo de los cromosomas. En muchos casos, esa síntesis de RNA se relaciona con la formación de lazos de DNA a los que se adhieren RNA e histonas. Tales lazos pueden hacer que los cromosomas adopten un aspecto microscópico de "escobillón". 5. **Diacinesis.** Los cromosomas sufrieron su máxima compactación y están muy enrollados. En esta fase, los cromosomas en sinapsis parecen estar tratando de separarse pero se mantienen unidos sólo en puntos especializados a los que se denomina **quiasmas**. Los gruesos cromosomas de la diacinesis emigran hacia el plano ecuatorial; la prolongada profase de la meiosis I se convierte en la metafase cuando los pares cromosómicos ya están alineados en el plano ecuatorial.

Las principales características de la profase de la meiosis I son su larga duración, la sinapsis (unión) de los cromosomas homólogos, el intercambio de regiones complementarias entre los cromosomas homólogos (entrecruzamiento) y la fijación de las fibras del huso acromático a un solo lado de los cromosomas enteros, de modo que cada uno de ellos se desplaza hacia el polo opuesto al polo que recibe a su homólogo. Con todo, muchas de las peculiaridades de la primera profase meiótica son similares a las de la profase mitótica, sobre todo el comportamiento de la membrana nuclear, de los nucléolos y de los centriolos, así como el mecanismo de formación del huso acromático.

8.7 ¿Existen diferencias entre la meiosis II y una mitosis ordinaria?

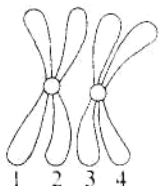
A pesar de la frecuente comparación de la meiosis II con una división mitótica ordinaria, existen algunas diferencias. El DNA, al igual que las cadenas cromosómicas, se replican inmediatamente antes de una división mitótica. Por el contrario, en la meiosis II no hay replicación del DNA o del material cromosómico después de concluida la meiosis I. Cuando menos en algunos organismos, la profase de la meiosis II puede comenzar inmediatamente después de la telofase de la meiosis I sin que haya degradación y una subsecuente reconstitución de los cromosomas visibles, mientras que en la mitosis la célula tiene inicialmente una distribución difusa de su cromatina. En la meiosis II siempre interviene el conjunto cromosómico haploide formado durante la primera división meiótica, mientras que la mitosis puede ocurrir indistintamente en células haploides o diploides. Asimismo, cada cromosoma presente durante la meiosis II debe contener una mezcla de los materiales cromosómicos materno y paterno formada por entrecruzamiento. Ninguna de esas diferencias altera la semejanza básica entre los mecanismos de desplazamiento cromosómico de los dos procesos o entre los mecanismos paralelos de citocinesis.

- 8.8 Mencione algunos mecanismos probables para la identificación mutua de los cromosomas homólogos y la sinapsis de estos durante la profase meiótica?

Los mecanismos de la sinapsis todavía no se esclarecen. Si la sinapsis tuviera bases moleculares, tendría que ser por pareamiento de bases complementarias, por acercamiento de secuencias repetitivas de bases presentes en los homólogos o por acción de moléculas proteínicas situadas a lo largo de los cromosomas (como sucede en el complejo sinaptonémico).

- 8.9 ¿Cuáles cromátidas pueden participar de hecho en el entrecruzamiento y la formación de quiasmas?

Cualquiera de las cromátidas de un homólogo puede intercambiar segmentos correspondientes con cualquiera de las cromátidas del otro homólogo. En el esquema usual de una tetradra,



que por lo común se representa como una estructura bidimensional, parecería que sólo las cadenas 2 y 3 pueden intercambiar partes. Lo cierto es que la cadena 1 puede intercambiar partes indistintamente con la cadena 3 o con la 4; asimismo, la cadena 2 puede tener intercambio con las cadenas 3 ó 4. En caso de que ocurran, los intercambios entre las cromátidas hermanas no tienen repercusiones genéticas porque ambas cadenas son genéticamente idénticas.

- 8.10 Las proteínas cromosómicas se sintetizan en el citoplasma y deben ingresar en el núcleo. En opinión del lector, ¿qué mecanismos pueden actuar para introducir esas proteínas en el núcleo?

Algunas de tales proteínas, por ejemplo las histonas, son suficientemente pequeñas para pasar a través de los poros de la membrana nuclear. A otras, por lo general mayores que las histonas, puede serles más difícil entrar al núcleo y para lograrlo quizás requieran alguna forma de endocitosis realizada por la cubierta nuclear.

- 8.11 Las anomalías en el número cromosómico dan origen a enfermedades por el cariotipo. ¿Cómo pueden ocurrir tales aberraciones?

En condiciones ordinarias de división meiótica, cada tetradra se divide en sus cromosomas homólogos constituyentes. Durante la anafase de la primera división meiótica, uno de esos homólogos migra hacia uno de los polos, mientras que el otro hace lo propio hacia el polo opuesto. Si esta separación no ocurre, la tetradra entera se desplaza hacia uno de los polos, mientras que el polo opuesto no recibe homólogo alguno del cromosoma en cuestión. En última instancia, esto conduce a la formación de células diploides como gametos (en organismos en los cuales interviene la meiosis como parte de la gameto-génesis). En caso de que un gameto diploide se una con un gameto haploide ordinario, el cigoto resultante tendrá tres juegos cromosómicos y el individuo será triploide. En las plantas, la formación de un triploide e incluso de individuos con un grado mayor de poliploidía representa un mecanismo de la formación de nuevas especies durante el curso de la evolución. Estas alteraciones de la ploidía son menos comunes entre los animales.

Una alteración más frecuente es la incapacidad de una de las tetradas para dividirse en sus homólogos constituyentes. El resultado de esto es la formación de un gameto con doble cantidad de un cromosoma y otro gameto sin ese cromosoma en particular. En el síndrome de Down, un óvulo o un espermatozoide con dos cromosomas 21 se une con un gameto haploide normal para producir un cigoto con tres de esos cromosomas. La incapacidad de la tetradra para dividirse recibe el nombre de no disyunción y los trastornos debidos a este fenómeno se llaman enfermedades por no disyunción. Entre otras enfermedades de este tipo, cabe mencionar los síndromes de Down, de Klinefelter (genotipo masculino XXY) y de Turner (genotipo femenino XO, es decir, que sólo se tiene un cromosoma X). La fragmentación, la delección y la inversión interna de un cromosoma o de sus partes también pueden producir enfermedades por el cariotipo.

- 8.12 Ya vimos que una importante fuente de variación genética son las diversas combinaciones de los cromosomas maternos y paternos en el gameto, sea como unidades enteras o como segmentos (entrecruzamiento). Dado que esos cromosomas estaban completamente mezclados en las células somáticas diploides, ¿cómo supone el lector que la recombinación durante la meiosis pueda producir una variación aún mayor?

La respuesta a este problema está en la manera en que los alelos de un gen determinado interactúan consigo mismos y con los alelos de otros genes para producir las características que vemos en un organismo. Por ejemplo, debido a mecanismos bioquímicos, un alelo en particular del cromosoma materno —como el que determina que las hojas sean crespas— siempre se expresa, independientemente de lo que el alelo paterno pudiera haber expresado de no estar dominado por el alelo crespo. Sin embargo,

en ese mismo gameto puede estar presente por recombinación el cromosoma materno que contiene el alelo para el color azul en las flores junto con el cromosoma paterno que contiene el alelo, digamos, que determina que las hojas sean lisas (en vez de crespas). Si este gameto se une con otro que contenga un cromosoma con el alelo "liso" y que, por tanto, permita la formación de hojas lisas, el color azul habrá escapado de su atadura a las hojas crespas y el resultado global será otro tipo de planta a

pesar de que no ha habido entrada de nuevos alelos a la población. Dados los millares de caracteres codificados por el genoma, la recombinación permite la formación de millones de yuxtaposiciones que no ocurrirían de no ser por ella y, por consiguiente, hay millones de variantes en las características físicas, lo cual permiten a la especie enfrentar las presiones de selección. Esta recombinación se estudia con mayor detalle en el capítulo 9.

Problemas complementarios

- 8.13** ¿Durante cuál fase del ciclo celular se duplica el DNA y se replican los cromosomas? a) G₁. b) metafase. c) periodo S de la interfase. d) G₂. e) citocinesis.
- 8.14** Los espermatozoides y los óvulos son a) isogametos. b) isomorfos. c) heterogametos. d) células diploides. e) todas las opciones anteriores.
- 8.15** En la meiosis, los cromosomas se replican a) durante la intercinosis. b) durante la fase S de la interfase. c) sólo una vez durante todo el proceso. d) a y b. e) b y c.
- 8.16** En el helécho, el esporofita es a) la forma predominante, b) diploide. c) la fuente de esporas haploides. d) todas las opciones anteriores, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 8.17** En muchos organismos, sobre todo del reino vegetal, se observa alternancia de generaciones (formas haploides y diploides. Esta forma de vida dividida en dos etapas se llama a) sistema reductor, b) ciclo de vida, c) síntesis, d) sinapsis. e) neotenia.
- 8.18** La unidad básica estructural del cromosoma es a) el centrómero. b) el nucleosoma. c) el telómero. d) todas las opciones anteriores. e) ninguna de las opciones anteriores.
- 8.19** Algunos varones poseen tres cromosomas sexuales (XXY) y padecen una enfermedad genética llamada síndrome de Klinefelter. Los síntomas son: incapacidad de desarrollo sexual y alteración de la inteligencia. Este es un ejemplo de enfermedad por a) el cariotipo. b) mutación de punto, c) homeostasis. d) bacterias. e) edad avanzada.
- 8.20** En los seres humanos, el número de tetradas formadas durante la mitosis es a) 23. b) 46. c) 0. d) 4. e) ninguna de las opciones anteriores.
- 8.21** El centrómero o constricción primaria del cromosoma posee anillos proteínicos íntimamente asociados con una fibra del huso acromático. Esos anillos se denominan a) constricciones secundarias, b) centriolos. c) ásteres, d) cinetocoros. e) somitas.
- 8.22** Los dos juegos de cromosomas presentes en las células de los organismos diploides se deben a a) la duplicación de una célula haploide. b) la aportación de un juego haploide por cada progenitor, c) un proceso de reducción dentro de una célula tetraploide. d) todas las opciones anteriores. e) ninguna de las opciones anteriores.
- 8.23** En la mitosis y la meiosis, la replicación del DNA y de los cromosomas ocurre en la misma fase. a) Verdadero, b) Falso.
- 8.24** El entrecruzamiento va acompañado por el rompimiento de los cromosomas. a) Verdadero, b) Falso.
- 8.25** Los cuerpos polares carecen de cromosomas. a) Verdadero, b) Falso.
- 8.26** Un organismo con número diploide 10 presenta 20 tetradas durante la profase de la meiosis I. a) Verdadero, b) Falso.
- 8.27** Los organelos que generan la energía necesaria para la pieza media motora del espermatozoide son mitocondrias. a) Verdadero, b) Falso.

8

Respuestas

8.13 c)
8.14 c)
8.15 e)
8.16 d)

8.17 b)
8.18 b)
8.19 a)
8.20 c)

8.21 d)
8.22 b)
8.23 a)
8.24 a)

8.25 b)
8.26 b)
8.27 a)

El mecanismo de la herencia

9

El hecho de que los niños se parezcan a sus padres es un ejemplo de la **herencia**. Gracias a ese fenómeno, los gatos y los perros tienen cachorros, mientras que la gente tiene bebés. En estos grupos de animales, ciertos caracteres (rasgos) hereditarios específicos de los progenitores aparecen en grados variables en los hijos. Los mecanismos de la herencia quedan englobados por el término moderno **genética**.

9.1 CONCEPTOS PREMENDELIANOS

El folklore manifiesta la creencia que tenía el hombre primitivo acerca de la herencia. En algunas tribus aisladas no se establecía ninguna relación clara entre el coito humano o el de los animales y el embarazo o la preñez: Sin embargo, en Egipto y Babilonia se estaban efectuando cruces selectivos de plantas y animales hace más de 2500 años.

Cuando se descubrieron el espermatozoide (siglo XVII) y el óvulo (siglo XIX) se desató una estridente discusión acerca de la supuesta existencia de un diminuto ser humano que estaba preformado dentro de esos gametos. De ese modo, se suponía que los caracteres hereditarios estaban presentes desde antes de que ocurriera la fecundación. En fechas más recientes se popularizó la creencia de que los factores determinantes de la herencia estaban en la sangre. Se decía de los aristócratas que eran "de sangre azul" y se pensaba que los caracteres negativos eran el resultado de una "mala" sangre. Durante la Segunda Guerra Mundial la sangre de los diferentes grupos étnicos era segregada porque aún persistía la creencia popular de que la raza y los factores étnicos tenían su origen en la sangre. Esta idea sigue siendo parte del léxico de la sociología popular.

Aristóteles y Darwin creyeron por igual, cuando menos en parte, en la **pangénesis**, concepto según el cual los gametos contenían representantes, llamados **gémulas**, de todas y cada una de las partes del cuerpo y que eran invocadas para dirigir la construcción del nuevo individuo. Este "parlamento de partes genéticas" perdió fuerza como teoría al descubrirse que incluso los seres

humanos que habían nacido cojos o mancos podían tener hijos perfectamente normales.

9.2 LEYES DE MENDEL

Gregor Mendel nació en Austria en 1822 y después se convirtió en monje en un monasterio situado en lo que hoy día es Brno, Checoslovaquia (que entonces pertenecía al Imperio austro-húngaro). En ese lugar le concedieron un pequeño jardín para que realizara sus experimentos con el chícharo de olor. Los esfuerzos de Mendel por resolver los enigmas de la genética de su época tuvieron un éxito que rebasó, con mucho, sus más descabelladas fantasías científicas y, sin embargo, jamás se imaginó que había sentado los cimientos permanentes de lo que hoy conocemos como **genética clásica**. Fue después de la muerte de Mendel cuando sus observaciones y teorías se convirtieron en el fundamento aceptado de la genética moderna.

En la época de Mendel se creía que la herencia era el resultado aditivo de las influencias maternas y paternas, de modo que ocurriría una mezcla de linajes similar a lo que se observa al combinar pinturas. Lo que Mendel demostró fue que la herencia se basa en la interacción de factores individuales pero separables; es decir, su teoría de la herencia era de **segregación de partículas** en vez de un proceso de combinación. Mendel fue un acucioso científico cuyo éxito se debió a muchos factores, pero especialmente a su cuidadosa cuantificación de los datos y a sus esmeradas anotaciones.

Las plantas de chícharo son muy útiles para *tos* estudios de genética por varias razones: son baratas y fáciles de cultivar, producen descendientes en poco tiempo y tienen sus partes sexuales cubiertas por pétalos modificados, de modo que los procesos naturales de fecundación no alteran los resultados de un experimento cuidadosamente realizado. Se impregna el pistilo de una flor con el polen de una planta conocida; en última instancia, dicho polen hará que su núcleo espermático se una con el óvulo. Más tarde es posible analizar esa cruce genética. Mendel eligió para su estudio siete caracteres

distintos; por ejemplo, longitud del tallo, cubierta de la semilla y color de la semilla. Los experimentos significativos que sirvieron como base a sus dos leyes principales concluyeron en menos de cinco años, pero Mendel continuó perfeccionando sus sondas experimentales hasta que lo agobiaron la edad, la obesidad y las responsabilidades administrativas.

PRIMERA LEY DE MENDEL

Mendel era un experto en cruza de plantas y logró producir variedades que, generación tras generación, siempre conservan sus caracteres (puras). Luego seleccionó variedades puras en cuanto a una de las siete características que había elegido, pero de tipos opuestos, y realizó cruza entre ellas.

EJEMPLO 1 Mendel logró una variedad de chícharo que siempre era alta. Luego, cruzó plantas de este tipo con las de otra variedad que siempre eran bajas. En la primera generación filial (F₁ [descendencia de la cruza original de progenitores (P_i)] descubrió que todos los descendientes eran altos, exactamente iguales al progenitor alto. Desde luego, esto no concordaba con la creencia aceptada por aquel entonces, según la cual debieron obtenerse descendientes de estaturas Intermedias. Pero Mendel no se detuvo ahí. Cruzó toda la generación f₁ consigo misma. Esto se logra con relativa facilidad en las plantas de chícharo de olor, pues todas las flores tienen órganos masculinos y femeninos y se autofecundan. Mendel observó que en la generación f₂, resultante de la cruza de la f₁, había individuos altos y enanos. Es decir, el carácter enano que no se había expresado en la generación f₁, reapareció como por arte de magia en la generación f₂. De las 1064 plantitas de chícharo de la generación f₂, 787 fueron altas, 277 resultaron enanas —proporción aproximada de 3:1— y no hubo una sola planta con dimensiones intermedias.

Mendel analizó sus resultados y se percató de que un rasgo como la altura de las plantas de chícharo no se apegaba a la existencia de un espectro de valores, sino que se trataba de dos clases nítidamente definidas: alta o baja. Planteó la hipótesis de que los determinantes de los caracteres hereditarios también existían como factores individuales y separables: un factor para plantas altas y otro para plantas bajas. (Hoy día, esos factores se denominan **genes**.) En otras palabras, las plantas de gran altura tenían el factor alto y las plantas enanas, el factor bajo.

Ante el hecho de que las plantas altas de la generación f₁ podían producir plantas f₂ altas y bajas, Mendel concluyó que los individuos no tienen un solo factor para la determinación de un carácter hereditario, sino un par de ellos. Esto concuerda con la observación de que todos los seres que se reproducen sexualmente, inclusive las plantas de chícharo y el ser humano, tienen dos

progenitores, cada uno de los cuales aporta un factor para determinar el carácter. Una forma de ese factor (la gran estatura en este caso) tiende a ser **dominante** respecto al otro (cortedad), que se denomina **recesivo**; de modo que cuando los dos están presentes, sólo el dominante se expresa en el aspecto físico (**fenotipo**) de la descendencia. Lo anterior explica el hecho de que en la generación f₁, todos los descendientes fueran altos; sin embargo, el factor que determina que las plantas sean bajas permanece oculto en el sótano genético.

Los resultados de Mendel pueden explicarse si se rastrean los átelos presentes en los gametos de los progenitores.

EJEMPLO 2 El gen de la altura de los chícharos de Mendel tiene dos formas alélicas (alternas). El alelo que determina una gran estatura se denominará *T*, mientras que el de poca estatura se llamará *t*. El genotipo (tipos de alelos presentes) del progenitor homocigótico (con alelos idénticos) alto sería *TT*, mientras que el del progenitor homocigótico enano sería *tt*.

cruza P_v 7Txf_i

Dado que cada uno de los progenitores sólo puede transmitir un tipo de alelo a sus gametos haploides, todos los gametos de las plantas altas tienen el alelo *T* y todos los de las plantas baja, el alelo *t*.

En la f₁, los gametos *T* y *t* se unen para producir individuos con genotipo *Tt* (heterocigótico). Cuando cada uno de esos descendientes forme gametos, algunos de estos contendrán el alelo *T*, mientras que otros poseerán el alelo *t*. Ambas clases de gametos se formarán en cantidades equivalentes. Las diversas combinaciones de la f₂ pueden determinarse poniendo en un diagrama las clases de espermatozoides en uno de los ejes y las clases de óvulos en el eje perpendicular al primero. De esta manera, todas las cruza posibles aparecen en las Intersecciones de las hileras y columnas gaméticas:

	<i>T</i>	<i>t</i>
<i>T</i>	<i>TT</i>	<i>Tt</i>
<i>t</i>	<i>Tt</i>	<i>tt</i>

El diagrama así formado se denomina **cuadrícula de Punnett** en honor del geneticista inglés que utilizó por primera vez este recurso para ilustrar las cruza genéticas.

Puede verse que en la f₂ hay una proporción **genotípica** de 1 *TT*: 2 *Tt*: 1 *tt*, pero una proporción fenotípica de 3:1 entre las plantas de chícharo dominantes y recesivas, respectivamente, ya que la presencia del alelo *T* confiere el rasgo dominante al individuo.

La primera ley de Mendel se conoce como **ley de la segregación**. En términos sencillos, esta ley afirma la existencia de un par de factores individuales (genes) que controlan cada rasgo y que deben segregarse (separarse) durante la formación de los gametos, para después

reunirse **al azar** en el momento de la fecundación. Por otra parte, cuando ambos factores están presentes, uno de ellos se expresa y enmascara al otro.

Si se toma en cuenta que Mendel no era citólogo ni sabía absolutamente nada acerca de la mitosis y la meiosis, es sorprendente el grado de exactitud con el que su primera ley refleja el comportamiento de los cromosomas. Sin embargo, no fue sino 35 años después de que él publicó sus resultados cuando afloró esta notable relación.

Como se vio en el capítulo 8, el gen es un segmento de DNA equivalente a una unidad coordinadora. El gen de la estatura —y en tal caso, cualquier gen— puede existir en dos o más formas alternas llamadas alelos; por ejemplo, altura y cortedad de la planta. Si los dos alelos son idénticos, se dice que el individuo que los posee es **homocigótico** en cuanto al rasgo en cuestión. Por el contrario, un individuo con un par de factores contrastantes (diferentes) es heterocigótico o híbrido. Los alelos que están presentes en el genoma constituyen el genotipo del individuo; dichos alelos son factores importantes, mas no los únicos que intervienen, en la determinación del aspecto físico o fenotipo del individuo. El genotipo interactúa con el medio para producir el fenotipo final. Por tanto, aunque el genotipo de una planta de chícharo fuera el de gran estatura, jamás sería alta si se le privara de luz solar y nutrientes

EJEMPLO 3 Los gatos siameses sólo tienen oscuras sus extremidades; por ejemplo, el rostro y las patas. En este caso, aunque todas las células del gato siamés producen la enzima que determina una pigmentación oscura, dicha enzima es destruida por la temperatura relativamente alta del cuerpo del animal. Por consiguiente, sólo las extremidades se mantienen suficientemente frías para permitir que la enzima funcione y produzca los patrones característicos de coloración oscura.

SEGUNDA LEY DE MENDEL

Mendel concluyó que la ley de segregación era aplicable a los siete caracteres contrastantes que había estudiado. Luego empezó a investigar si dos rasgos considerados simultáneamente se heredaban en forma independiente o si había alguna influencia mutua entre los patrones hereditarios de dichos rasgos. Si se cruza una planta alta pura (homocigótica) que también sea homocigótica en cuanto al color amarillo de la semilla (dominante) con una planta homocigótica recesiva en ambos caracteres, es decir, que sea de corta estatura y produzca semillas verdes, ¿la distribución de tales rasgos será independiente o, por el contrario, los descendientes que sean dominantes en un rasgo también lo serán en el segundo rasgo? En otras palabras, ¿la herencia de un carácter influye

sobre la herencia de un segundo (o tercero, cuarto, etc.) carácter o se relaciona de alguna otra manera con ella?

Cuando Mendel efectuó cruces similares a las de su primer grupo de experimentos, pero usando dos caracteres a la vez, descubrió que la distribución de los alelos era totalmente "democrática". Es decir, gracias al proceso de segregación, un gameto que hubiera recibido el alelo de estatura dominante también podía recibir indistintamente el alelo dominante o el recesivo del color de la semilla. Esto significa que en la generación f_2 pueden aparecer todas las combinaciones posibles de esos caracteres.

EJEMPLO 4 La generación F_1 es heterocigótica en cuanto a estatura (un alelo "alto" T y un alelo "enano" t) y a color de la semilla (un alelo "amarillo" Y y un alelo "verde" y). Si la distribución es independiente, cada heterocigoto puede formar cuatro clases de gametos: TY, Ty, tY y ty. Mediante una cuadrícula de Punnett pueden obtenerse todas las posibles combinaciones de esos gametos.

	TY	Ty	tY	ty
TY	TTY ₂ Y ₂	TTY ₂ y ₂	TtY ₂ Y ₂	TtY ₂ y ₂
Ty	TTY ₂ Y ₂	TTY ₂ y ₂	TtY ₂ Y ₂	TtY ₂ y ₂
tY	TtY ₂ Y ₂	TtY ₂ y ₂	ttY ₂ Y ₂	ttY ₂ y ₂
ty	TtY ₂ Y ₂	TtY ₂ y ₂	ttY ₂ Y ₂	ttY ₂ y ₂

Como se aprecia en la cuadrícula, son cuatro los fenotipos que se derivan de la distribución independiente de los genes de altura y color de la semilla: plantas altas con semillas amarillas, plantas altas con semillas verdes, plantas bajas con semillas amarillas y plantas bajas con semillas verdes. Asimismo, en la cuadrícula se aprecia que dichos fenotipos ocurren en proporciones de 9:3:3:1, respectivamente.

La segunda ley de Mendel, llamada **ley de la distribución Independiente** o **ley de la unidad de los caracteres**, expresa el concepto de que los rasgos se heredan independientemente (recuérdese el Prob. 8.12 del capítulo anterior). Además, con base en las leyes de la probabilidad aplicadas a cada clase es muy fácil calcular las proporciones de los diferentes fenotipos.

EJEMPLO 5 En estadística es muy sencillo calificar los eventos aleatorios en términos de su probabilidad, pues cada uno de ellos tiene las mismas posibilidades de ocurrencia que otro cualquiera (los dioses del azar no tienen favoritos). La probabilidad de que suceda un evento siempre es igual al recíproco (uno dividido entre el número en cuestión) del número total de eventos posibles. Al lanzar al aire una moneda, ésta sólo puede caer por el lado de cara o por el lado de cruz. Es decir, la probabilidad de que resulte cara es de 1/2 (uno en dos). Las mismas leyes establecen que la probabilidad de que dos eventos independientes ocurran al mismo tiempo es igual a la probabilidad del primero, multiplicada

por la probabilidad del segundo; es decir, la probabilidad de que dos o más eventos ocurran en forma simultánea equivale al producto de sus probabilidades respectivas. Por tanto, la probabilidad de obtener tres caras al lanzar al aire tres monedas es de $1/8$. [Dado que la probabilidad de que cada moneda sea cara es de $1/2$, multiplicamos simplemente $(1/2)(1/2)(1/2)$ y obtenemos la probabilidad de que las tres monedas sean cara.]

Durante sus estudios sobre la herencia de dos o más caracteres, Mendel utilizó esa misma lógica para predecir la frecuencia de las clases obtenidas al efectuar cruza de fi **dihíbridas** (heterocigóticas en dos rasgos distintos). Los eventos independientes, pero simultáneos, pueden predecirse multiplicando sus probabilidades individuales.

EJEMPLO 6 En una cruce monohíbrida, el 75% de la descendencia exhibe el rasgo dominante, mientras que el 25% restante presenta el recesivo: se cumple la "regla 3/4:1/4". En vista de que los caracteres no ligados se heredan en forma independiente, la probabilidad de que dos rasgos cualesquiera aparezcan juntos equivale al producto de las probabilidades individuales de estos. Entonces, si 3/4 de la descendencia tiene el fenotipo dominante en las cruces monohíbridas de cada uno de los caracteres, puede decirse que en una cruce dihíbrida $(3/4)(3/4) = 9/16$ de la descendencia será dominante en ambos rasgos. Por el mismo razonamiento, $(3/4)(1/4) = 3/16$ de la descendencia será dominante en el primer rasgo y recesiva en el segundo. Los individuos recesivos en ambos caracteres representarán $1/16$ del total $[(1/4)(1/4)]$.

El mismo método nos permite predecir las proporciones de cada combinación de los caracteres resultantes de una cruce trihíbrida. En tales cruces, 27/64 de los descendientes presentarán los tres caracteres dominantes. Sólo 1/64 serán recesivos en los tres caracteres. Si 3/4 representa la frecuencia de cualquier fenotipo dominante y 1/4 la frecuencia de su fenotipo recesivo, es fácil resolver cualquier problema relacionado con cruces híbridas.

En sus últimos años, Mendel empezó a estudiar una planta común llamada oreja de ratón con el fin de averiguar si las leyes de la herencia basadas en los chícharos de olor eran aplicables a otros organismos experimentales. Lamentablemente, las cruces que realizó con esta planta no dieron los mismos resultados y Mendel murió amargado y sumido en la decepción a pesar de que lo habían nombrado abad de su monasterio. La oreja de ratón puede reproducirse por **partenogénesis**, proceso mediante el cual un óvulo puede convertirse en un nuevo individuo sin necesidad de la contribución genética del núcleo espermático del polen. Esto significa que las cruces de Mendel con la oreja de ratón no fueron cruces en absoluto, sino más bien "dobles cruces" efectuadas por esa rebelde planta: triste final para una historia de logros incomparables.

VERIFICACIÓN ESTADÍSTICA DE LAS LEYES DE MENDEL

Como ya se vio, es común esperar que los resultados de los experimentos en genética se apeguen a ciertas proporciones previamente establecidas. Hay ocasiones en que los datos son tan cercanos a esas proporciones que no cabe duda de que se ajustan a las predicciones. Sin embargo, es frecuente que los resultados se aparten de las predicciones a tal grado que se vuelve imperativo preguntarse si la desviación se debe al azar o a que la hipótesis es incorrecta. En tales casos es necesario efectuar un análisis estadístico.

En 1900, el matemático Karl Pearson diseñó una técnica [el **análisis de la ji (chi) cuadrada** (χ^2)] que permite evaluar la **bondad del ajuste** de un conjunto determinado de datos a una hipótesis. Por ejemplo, si se efectúa una cruce entre plantas de chícharo heterocigóticas altas y homocigóticas bajas, nuestra hipótesis sería que debemos obtener una proporción 1:1 de fenotipos altos y enanos en la descendencia. Cualquier desviación respecto a la proporción 1:1 puede interpretarse en una de dos formas:

1. Las desviaciones se deben exclusivamente al azar y no bastan para hacernos sospechar que la variación respecto a la proporción esperada 1:1 es significativa. La suposición de que no hay una diferencia significativa entre los resultados reales y los esperados se llama **hipótesis nula**.
2. Las diferencias son tan grandes (ji cuadrada demasiado alta) que es muy poco probable que la causa de la fluctuación sea el azar. En tales casos, se rechaza la hipótesis nula y se considera que la proporción no se apega a la distribución 1:1.

Al efectuar el análisis de la ji cuadrada se determina la diferencia (desviación) entre el valor observado (O) y el valor esperado (E) de cada componente de la proporción. Enseguida se obtiene el cuadrado de cada desviación y el resultado se divide entre el valor predicho E, es decir,

$$\frac{(O - E)^2}{E}$$

La χ^2 se obtiene sumando esos valores y comparando la suma con una cifra de la tabla de probabilidades de la ji cuadrada. (El ajuste exacto produce una ji cuadrada de 0). Si la suma calculada (χ^2) es muy alta, lo mejor es rechazar la hipótesis de que la proporción se ajusta a la distribución esperada, ya que las probabilidades aleatorias de ese valor tan alto son demasiado bajas. La cifra de probabilidad leída en la tabla depende del **grado de confianza** que se elija; si la probabilidad de obtener la ji cuadrada que habíamos calculado previamente es inferior a 0.05, podríamos rechazar la hipótesis nula con la confianza de que el 95% de los eventos no son casos en los que se cumplió la proporción esperada.

EJEMPLO 7 Supóngase que en la cruce de plantas de chícharo heterocigóticas altas y homocigóticas bajas se obtiene una proporción de 30 plantas altas y 38 plantas bajas. La desviación respecto a la proporción esperada 1:1 es significativa en el nivel 0.05 (es decir, la desviación es tan grande que en el 95% de los casos sería correcto rechazar la hipótesis de que los datos se ajustan a la proporción 1:1)?

Dado que se obtuvieron 68 plantas, cabía esperar que 34 fueran altas y 34 bajas. Al calcular la χ^2 se obtiene

$$\chi^2 = \frac{(30 - 34)^2}{34} + \frac{(38 - 34)^2}{34} = 0.47 + 0.47 = 0.94$$

En las tablas de probabilidad de la ji cuadrada se lee que $\chi_{3,9}^2 = 3.84$. Dado que la cifra calculada es menor, la hipótesis es aceptable en el grado 0.05, ya que nuestro valor de ji cuadrada ocurrirá al azar con una frecuencia superior al 5% los casos. De hecho, puede esperarse que, tan sólo por el azar, en 30 al 50% de los casos la ji cuadrada sea de hasta 0.94.

Esta misma herramienta estadística puede servir para evaluar otras proporciones, como la proporción fenotípica 3:1 de una cruce híbrida. Asimismo, es útil para sopesar resultados en los que se tienen tres o más clases.

LA RELACIÓN ENTRE LAS LEYES DE MENDEL Y LOS CROMOSOMAS

La publicación del único artículo con los resultados de Mendel se efectuó en 1866, pero los demás científicos le prestaron muy poca atención. Mendel fue "descubierto" en 1900 por tres grupos independientes, cada uno de los cuales había estado investigando por su lado la ley de la segregación. Se trataba de Hugo De Vries en Holanda, de Cari Correns en Alemania y de Erich Tschermak von Seysenegg en Austria.

En 1901, William Sutton, un alumno de posgrado de la Columbia University de Nueva York, estaba estudiando la migración de los cromosomas durante la meiosis, fenómeno descrito previamente por Theodor Boveri. Por aquel entonces, en la Columbia University se hablaba mucho acerca del recién descubierto trabajo de Mendel. Sutton relacionó las dos ideas y planteó el concepto de que los cromosomas son la base física de la herencia. Los cromosomas son los que contienen un par de alelos, dado que cada cromosoma comparte con su homólogo un locus idéntico para el mismo gen. Asimismo, los cromosomas son las entidades que se segregan una de otra durante la formación de los gametos y los cromosomas del óvulo y el espermatozoide son los que unen al azar, en el momento de la fecundación, para aumentar un poco más la variedad mediante la recombinación cromosómica. Para Sutton era claro que los genes formaban parte de los cromosomas y, no obstante, los citólogos y

geneticistas habrían de seguir afirmando, durante casi 17 años a partir de esa fecha, que los cromosomas eran estructuras nucleares triviales y que no se relacionaban con los genes en sí.

9.3 LIGADURA

A principios de la década de 1900, Thomas Hunt Morgan organizó en la Columbia University un laboratorio de genética del que surgieron varios premios Nobel y en el cual se plantaron los cimientos de la genética clásica. Morgan trabajó con la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*, un organismo de fácil uso, mantenimiento económico y un intervalo de generación de menos de un mes.

Trabajando en un espacio relativamente pequeño, al que en broma llamaban "cuarto de las moscas", el grupo de Morgan descubrió en poco tiempo que no siempre se cumple la ley de Mendel de la distribución independiente. Varios caracteres de *Drosophila* se heredan juntos y no en forma independiente.

Como ya se vio, al cruzar dihíbridos cabe esperar que todas las combinaciones de los caracteres se manifiesten en la siguiente generación. Esto se debe a que, según Mendel, cada rasgo se hereda independientemente. Si se toman dos rasgos a la vez, son posibles cuatro clases fenotípicas: dominante en el primero y recesivo en el segundo; dominante en el primero y dominante en el segundo; recesivo en el primero y recesivo en el segundo y; recesivo en el primero y dominante en el segundo.

En el laboratorio de Morgan se descubrió que ciertas combinaciones dihíbridas sólo producen dos de las cuatro clases posibles. Se dice que los caracteres que no se segregan en forma independiente están **ligados**. La ligadura ocurre entre genes situados en el mismo cromosoma. La distribución independiente de tales alelos es imposible, pues durante la gametogénesis emigran como unidad (es decir, migran juntos en el mismo cromosoma). De este modo, no existe la posibilidad de un alelo situado en el locus 1 de un cromosoma se incorpore al gameto junto con el alelo que ocupa el locus 2 del cromosoma homólogo: tiene que emigrar forzosamente con el locus 2 de su propio cromosoma. (Como se verá en la siguiente sección, esa ligadura puede romperse gracias al entrecruzamiento.)

EJEMPLO 8 Supóngase que ocurre una mutación dominante en el locus génico que determina el color de las flores, y que esa mutación determina que las flores sean azules en vez de presentar la tonalidad roja normal. Si en el mismo cromosoma está el locus génico que controla la forma de las hojas y dicho locus está ocupado por un alelo dominante que codifica hojas redondas, esos dos alelos, debido a su ligadura, siempre pasarán juntos a los gametos (siempre y cuando no haya entrecruzamiento), de tal modo que siempre

que se observen flores azules, la planta tendrá hojas redondas (y ningún otro alelo no ligado que determine la forma de la hoja).

Morgan y colaboradores descubrieron que había cuatro grupos de ligadura en *Drosophila*. Cada uno de los diversos caracteres manifestados por las moscas podía ser asignado a alguno de tales grupos. Por otra parte, en su estado haploide *Drosophila* contiene cuatro cromosomas. Desde luego, lo anterior se convirtió en una sólida prueba de que los cromosomas constituyen la base física de la herencia, es decir, que son los portadores de los genes.

9.4 MAPEO DE LOS CROMOSOMAS

Podría suponerse que, como el embarazo, el enlace es un fenómeno de tipo todo o nada. Sin embargo, en muchas de las cruzas realizadas por el grupo de Morgan la ligadura daba señales de tener "fugas". A pesar de que en la mayor parte de la prole sólo se observaban dos de las cuatro posibles combinaciones fenotípicas (claro indicio de ligadura), entre los muchos centenares de descendientes aparecían unos cuantos en los que se apreciaba **redistribución** (separación) de los rasgos ligados. ¿Cómo es posible que los rasgos estén ligados y al mismo tiempo den señales de estar desligados? A la luz de lo que se sabe actualmente sobre el entrecruzamiento (Cap. 8), la respuesta es muy sencilla. Existe la posibilidad de que durante el entrecruzamiento los genes ligados rompan su ligadura mediante el intercambio de partes entre los cromosomas homólogos. Si los genes A y Sestán en un homólogo, mientras que a y fase localizan en el otro, se dice que estos genes se encuentran ligados. La ligadura determina que los gametos contengan el homólogo AB o el homólogo ab; se supone que no puede haber gametos con las combinaciones Ab o aB. No obstante, si ocurre un entrecruzamiento cromosómico en cualquier punto situado *entre* los dos locus génicos, el intercambio de cromátides se traduce en la permuta de uno de los loci, mientras que el otro queda inalterado. Esto produce las combinaciones "extrañas" de alelos y permite que aparezcan fenotipos inesperados.

En efecto, fue uno de los jóvenes colaboradores de Morgan, A. H. Sturtevant, quien se percató de que la frecuencia de recombinación de los genes ligados (es decir, el "grado de incumplimiento" de la ligadura) podía ser un indicador de la separación de los genes a lo largo de los cromosomas lineales. Puesto que los sitios de entrecruzamiento se forman al azar en los cromosomas, cuanto más separados estén dos genes ligados, mayores serán las probabilidades de que ocurran entrecruzamientos entre ellos y que de ese modo se rompa la ligadura. Obviamente, dadas las escasas probabilidades de que ocurra

un entrecruzamiento entre genes muy próximos entre sí, la ligadura de estos es más estrecha.

Mediante la cuidadosa determinación de la frecuencia relativa de incumplimiento de la ligadura entre todos los caracteres de *Drosophila*, tomados de dos en dos, Sturtevant pudo dibujar mapas hipotéticos de las posiciones relativas de todos los genes. Para ello fue necesario un número extraordinario de cruzas, ya que sólo así podían establecerse las frecuencias de recombinación. En realidad, los mapas representan grados relativos de recombinación ("fuga") en vez de distancias lineales, aunque se supone que ambas cosas están muy relacionadas entre sí.

9.5 LIGADURA AL SEXO

En las cruzas de Mendel, los resultados no dependían de cuál de los progenitores era el que aportaba determinado juego de alelos al cigoto. La cruce de un homocigoto dominante con un homocigoto recesivo siempre era la misma, independientemente de que el dominante fuera la madre o el padre. Esa neutralidad sexual también pudo apreciarse en casi todas las cruzas genéticas de la mosquita de la fruta, pero en algunos rasgos el sexo del progenitor influía sobre los resultados. En tales situaciones, descubiertas por Charles Bridges en el laboratorio de Morgan y en las que machos y hembras transmiten sus rasgos de manera diferente, se usa el término **ligadura al sexo**.

Los caracteres ligados al sexo tienen sus genes en los cromosomas sexuales. Los más conocidos de esos caracteres se encuentran en el cromosoma X. En *Drosophila* en el ser humano (así como en todos los mamíferos), el macho es XY y la hembra XX. Dado que el macho sólo tiene un cromosoma X y en vista de que su cromosoma Y posee menos genes que el X, cualquier mutación recesiva ocurrida en el segmento no homólogo del cromosoma X del macho se expresará debido a la ausencia de un homólogo cuyo alelo domine al recesivo. Entre las hembras, la mutación sólo se expresa en las homocigóticas recesivas, ya que la presencia de cualquier alelo dominante de **tipo silvestre** (el alelo más común en la naturaleza) en uno u otro de los cromosomas X impediría la expresión de la mutación recesiva del otro homólogo X.

EJEMPLO 9 En *Drosophila*, el ojo blanco es un mutante recesivo y el ojo rojo es el tipo silvestre. Al cruzar machos de ojos blancos con hembras homocigóticas de ojos rojos, toda la descendencia tiene ojos rojos. Esto es lo que cabe esperar en cualquier cruce de un homocigoto dominante con un recesivo. Por el contrario, la cruce de hembras de ojos blancos con machos de ojos rojos produce una descendencia en la que todas las hembras tienen ojos rojos y todos los machos, ojos blancos. Dado que el sexo de la descendencia es

un factor en el patrón hereditario, éste es un ejemplo clásico de ligadura al sexo. Toda la descendencia femenina recibe forzosamente el cromosoma X del progenitor masculino. En la cruce subsecuente, dado que el alelo dominante de ojos rojos sólo está presente en el cromosoma X de los machos, todas las hembras reciben dicho alelo y presentan ojos rojos. Por el contrario, los machos reciben el cromosoma X de la madre; en esta cruce, los machos reciben el alelo recesivo de ojos blancos y, puesto que carecen de un alelo homólogo, el recesivo se expresa en ellos.

En el caso del ser humano se han descrito diversas enfermedades por cariotipo relacionadas con la ligadura al sexo. La **hemofilia**, enfermedad en la que el mecanismo de coagulación de la sangre es defectuoso, tiene por causa un alelo recesivo de cierto gen situado en el cromosoma X. Las mujeres con un alelo silvestre y un alelo mutante presentan el fenotipo normal pero son **portadoras** de la enfermedad. La mitad de sus hijos varones padecerán hemofilia, pero la otra mitad serán normales. El daltonismo (ceguera al color) también se debe a un mutante recesivo del cromosoma X y su mecanismo de herencia es semejante al de la hemofilia.

Hace tiempo se pensaba que en el cromosoma Y había pocos genes funcionales. Hoy día sabemos que en el cromosoma Y sí existen genes con expresión fenotípica. Es muy probable que un gen de la calvicie humana esté en el cromosoma Y, de modo que sólo los varones participan en la herencia de ese carácter.

En 1948, Murray Barr y Dewart Bertram descubrieron en el núcleo celular de las hembras de los mamíferos un punto de coloración oscura que no está presente en el núcleo celular de los machos. Esas estructuras de coloración profunda, llamados **corpúsculos de Barr**, se descubrieron posteriormente en las células de varones afectados por el síndrome de Klinefelter (genotipo XXY).

Años más tarde, la geneticista inglesa Mary Lyon propuso una explicación de la formación del corpúsculo de Barr: se trata de un cromosoma X inactivo y muy condensado. Siempre que están presentes dos cromosomas X, sólo uno de ellos ejerce un efecto genético; el otro permanece inactivo en forma de una masa de heterocromatina estrechamente enrollada. El fundamento lógico de este fenómeno es muy elegante: en las células del macho hay un solo cromosoma X presente y activo, de modo que en la hembra tiene que existir una "dosis" génica equivalente, lo cual se logra por la inactivación de uno de los cromosomas X. Lyon aseveró que la inactivación es un fenómeno, aleatorio, de modo que algunas células de la hembra son influenciadas por el X paterno, mientras que otras lo son por el X materno. Las descendientes de una célula en la que se inactivó un X determinado seguirán teniendo inactivo ese mismo X.

En varias enfermedades por el cariotipo pueden formarse copias múltiples del cromosoma X. Se tienen pruebas convincentes de que sólo un X está activo en

esas células, de modo que se observan en ellas dos o más corpúsculos de Barr. La inactivación del cromosoma X ocurre después de la determinación del género del cigoto, pues ambos cromosomas son necesarios para llevar a cabo la diferenciación sexual primaria. Dado que la inactivación puede ocurrir tarde en la vida o incluso quedar incompleta, algunas células pueden tener un grado anormal de actividad génica.

9.6 VARIACIONES EN LA EXPRESIÓN GÉNICA

Ya se vio que un gen dominante puede suprimir la expresión de uno recesivo; sin embargo, ésta es sólo una de las muchas formas de interacción de los genes y de estos con el ambiente. Todas esas interacciones influyen sobre la expresión última del gen. Por ejemplo, en el caso de la maravilla, la cruce entre una planta pura con flores rojas y otra pura con flores blancas produce una F_2 con flores rosadas. Este fenómeno se denominó inicialmente "mezcla", pero tal término se abandonó porque no hay dilución real de la acción génica. Si se cruza la F_2 , en la descendencia aparecen plantas con flores rojas, rosadas y blancas en proporción 1:2:1. Es decir, los alelos individuales del color no se mezclaron en realidad; más bien, la explicación es que ninguno de los alelos (blanco o rojo) es dominante por completo. En este caso, llamado **dominancia incompleta** o **codominancia**, los alelos rojo y blanco sintetizan, cada uno por su lado, productos que al combinarse producen el fenotipo rosado.

El geneticista inglés William Bateson descubrió un aspecto más de la expresión génica. Este fenómeno, denominado **epistasia**, consiste en el efecto que tienen los alelos de un gen sobre la expresión de los alelos de otro gen completamente distinto. De este modo, el primer gen ejerce una acción permisiva o modificadora sobre el segundo.

En el **pleiotropismo**, un solo gen influye sobre varias características. Con gran frecuencia, en el pleiotropismo la acción bioquímica o molecular fundamental del gen permanece constante, pero su efecto se expresa de modo diferente en los distintos órganos para producir un conjunto de síntomas.

9.7 CROMOSOMAS Y EXPRESIÓN GÉNICA

En poco tiempo, el personal del laboratorio de Morgan se percató de que, en efecto, las unidades hereditarias hipotéticas de Mendel estaban dispuestas a lo largo de los cromosomas. Debido al enfoque de los geneticistas clásicos sobre los cromosomas, surgió una subdisciplina: la **citogenética**. Fue precisamente dentro del marco de la citogenética donde quedó establecida la determinación del sexo: se aclaró la diferencia entre los **autosomas**

(cromosomas no sexuales) y los cromosomas sexuales. En muchas especies la combinación XX está asociada con las hembras, pero en investigaciones posteriores se demostró que en muchas aves el macho es el que tiene el par XX, mientras que la hembra es XY. Las enfermedades por no disyunción se estudiaron mediante el análisis de los cariotipos aberrantes en síndromes como el de Down, el de Klinefelter, el de Turner, etc. Asimismo, los citogeneticistas demostraron que los cromosomas pueden romperse en dos o más puntos y luego volver a unirse con el segmento intermedio invertido. En esos casos de **Inversión**, aunque cambia el orden lineal de los genes en el cromosoma, el contenido del material génico permanece inalterado. En unas cuantas inversiones se detectaron cambios en la expresión génica, lo cual condujo al descubrimiento de un **efecto de posición**. La acción de los genes es afectada por su posición dentro del cromosoma.

Por otra parte, algunos tipos cromosómicos, raros en términos de su longitud o su forma, han sido relacionados con ciertas enfermedades genéticas. En algunas clases de leucemia se ha detectado un cromosoma de longitud aberrante al que se dio el nombre de **cromosoma Filadelfia** porque fue en ese lugar donde lo describieron. Dichos cromosomas pueden ser resultado de una transferencia de partes entre los cromosomas homólogos: fenómeno llamado **traslocación** y parecido al mecanismo de entrecruzamiento. Muchas de las alteraciones estructurales de los cromosomas se estudiaron originalmente en los cromosomas gigantes de las glándulas salivales de la larva de *Drosophila*. Dichos cromosomas son resultado de varias aplicaciones cromosómicas sin divisiones celulares intermedias.

9.8 TRATAMIENTO DE LAS ENFERMEDADES GENÉTICAS

La manipulación humana del genoma entraña graves peligros. Jamás podrá darse una respuesta inequívoca a la pregunta de quién tiene derecho a decidir cuáles genes deberán engendrarse y cuáles serán eliminados. Dicho de una manera más sutil, se ha visto que los alelos nocivos en un ambiente son benéficos en otro. Por consiguiente, las decisiones en cuanto a cuáles alelos deben eliminarse no son necesariamente fáciles. Y, sin embargo, es muy difícil poseer conocimientos acerca de los efectos genéticos y no utilizarlos para aliviar las enfermedades hereditarias.

El método más sencillo se basa en el hecho de que los alelos no se expresan a menos que interactúen con el ambiente y sean afectados por las experiencias del individuo. El profesor I. Michael Lerner, quien trabaja en Berkeley, utiliza el término **eutenia** para referirse a medidas

en las que el ser humano altera el ambiente de un modo **general** para desalentar en la población total la expresión de rasgos genéticos dañinos. A modo de ejemplo, es probable que la presión arterial alta (hipertensión) tenga bases genéticas, pero si en las escuelas se sustituyen ciertos tentempiés (p. ej., hojuelas de papa y frituras) por productos con poca sal (p. ej., frutas y ciertas verduras), se logrará posponer la expresión de la hipertensión hasta una edad más avanzada. Asimismo, la reducción de los factores de estrés (p. ej., reduciendo los niveles de ruido en los medios urbanos) disminuirían los riesgos asociados con las vulnerabilidades genéticas.

Un segundo problema ambiental sería la **eufenia**, que consiste en una intervención con medios biológicos, en casos **específicos**, para superar problemas genéticos. Algunos lactantes nacen con la incapacidad de metabolizar el aminoácido fenilalanina. Esta condición, llamada fenilcetonuria (PCU) (también PKU, del inglés *phenylketonuria*), se debe a una sola mutación génica y puede superarse dándole al pequeño, durante la lactancia y el comienzo de la infancia, una dieta baja en fenilalanina. Ese tratamiento impide el retraso mental que antaño estuvo asociado con la enfermedad. Otro ejemplo de eufenia es la sustitución de órganos defectuosos mediante trasplantes. En cada uno de esos casos ocurre una intervención prescriptiva específica en la que no se altera el genotipo, sino que se proporcionan compensaciones.

Mediante la **asesoría genética** se ofrece información a los futuros padres en cuanto a las probabilidades de que sus hijos padezcan ciertas enfermedades genéticas. En general, la preocupación se concentra en la posibilidad de que una pareja normal sea portadora de problemas como la enfermedad de Tay-Sachs (un trastorno mortal del metabolismo de los lípidos) o la anemia drepanocítica. Dado que estas enfermedades sólo ocurren en la condición homocigótica recesiva, la unión de dos portadores genera un 25% de probabilidades de que uno de los hijos presente el defecto. Con la **amniocentesis**, técnica que permite obtener células del feto para analizarlas en el laboratorio, es posible determinar si el feto tiene alguna de esas enfermedades.

La **eugenesia** se refiere a programas sociales en los que se promueve la reproducción de ciertos individuos con caracteres "deseables" y se desalienta la reproducción de individuos con caracteres "indeseables". Entre otras medidas eugenéticas, cabe citar la oferta de recompensas monetarias a quienes son considerados "aptos" y, en el otro extremo, la esterilización y hasta el encarcelamiento de los calificados como indeseables. En tal situación, las oportunidades de cometer abusos son enormes.

Es probable que el escenario con las mayores esperanzas todavía pertenezca al porvenir: el uso de la ingeniería genética para reparar genes dañados. Ya se están realizando investigaciones para introducir, en los

cromosomas de individuos con anemias hereditarias, los genes funcionales que faltan o que están defectuosos. El tejido más adecuado para tales procedimientos es la médula ósea, ya que puede ser extraída del cuerpo, tratada fuera de él y reintroducida en el hueso para

que ahí comience a producir un linaje de eritrocitos sanos. La ingeniería genética en bacterias ya se está usando para la producción de insulina, hormona del crecimiento y diversos productos proteínicos necesari-

Problemas resueltos

9.1 Si se cruzan moscas de la fruta de alas rectas (tipo silvestre) con moscas de alas arrugadas, toda la f_1 tendrá alas rectas. Mediante el uso de una cuadrícula de Punnett, prediga los fenotipos de la generación f_2 y la proporción relativa de cada uno.

Dado que no aparecen moscas con alas arrugadas en la descendencia resultante de la cruce P_1 , cabe suponer que los progenitores son homocigóticos. Asimismo, puesto que toda la descendencia f_1 tiene alas rectas, puede suponerse que el carácter alas rectas (S) es dominante sobre el carácter alas arrugadas (s). La generación f_1 , siendo heterocigótica (Ss), producirá gametos S y s en iguales proporciones. Por tanto, la cuadrícula de Punnett de la cruce f_1 será:

		♂	
		S	s
♀	S	SS	Ss
	s	Ss	ss

En vista de que S es dominante sobre s, todos los genotipos que contengan por lo menos un alelo S tendrán alas rectas; sólo los genotipos ss expresarán el fenotipo alas arrugadas. Entonces, en la generación f_2 habrá una relación mendeliana dominante-recesivo típica de 3:1.

9.2 De las tres cuartas partes de las plantas de chícharo f_1 que *por su aspecto* eran dominantes en los experimentos de Mendel acerca de la altura de las plantas, algunas eran homocigóticas dominantes (TT), mientras que otras eran heterocigóticas dominantes (Tt). ¿Cómo podría demostrarse, mediante otra cruce, cuáles individuos son TT y cuáles Tt?

Mendel supuso que, si cruzaba estas plantas dominantes altas con una planta recesiva, le sería posible distinguir los heterocigotos de los homocigotos. Este experimento se llama cruce de prueba o retrocruza. El progenitor recesivo forma una sola clase de gametos, los cuales contienen el alelo t. Al cruzarlo con el dominante homocigótico (TT), todos los descendientes serán altos (Tt). (Esta cruce es

exactamente igual a la cruce P_1 original efectuada por Mendel.) Por el contrario, el progenitor heterocigótico formará dos clases de gametos: una que contiene el alelo T y otra que contiene el alelo t. En una cruce con los gametos t, es de esperar la presencia de plantas altas y bajas en proporciones iguales.

En la práctica, la aparición de al menos un descendiente recesivo en la cruce de un genotipo dominante desconocido con un recesivo indica que este último es heterocigótico y no homocigótico.

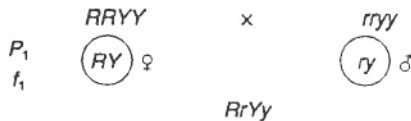
9.3 Una señal de la meticulosidad y la persistencia de Mendel es que efectuó una cruce de prueba con todas y cada una de las plantas altas de la U de su cruce original de plantas altas y bajas. En opinión del lector, ¿qué proporción entre plantas altas y bajas debió obtener en sus cruces de prueba?

La generación f_2 de Mendel tenía genotipos en las proporciones de 1 TT : 2 Tt : 1 tt. Si se toman sólo las plantas altas de esta generación (las únicas plantas a las que se hizo la cruce de prueba), se verá que existe el doble de heterocigotos que de homocigotos. Otra manera de plantear lo mismo es que, respecto a los homocigotos, los heterocigotos producen el doble de gametos y, por tanto, el doble de alelos que los homocigotos altos. Ahora, considérese cuántos alelos T existen en la población alta respecto a los alelos t. La planta homocigótica alta contribuye con dos alelos, de modo que hay $2x$ alelos T en los homocigotos, donde x es el número total de plantas homocigóticas. Las plantas heterocigóticas contribuyen con un solo alelo; sin embargo, dado que existe el doble de heterocigotos, esas plantas también producirán $2x$ alelos T. Asimismo, cada heterocigoto produce un gameto t, de modo que la población entera de heterocigotos produce $2x$ alelos t. Al comparar los alelos T con los alelos t, se tienen en la población $4x$ alelos T ($2x + 2x$) y $2x$ alelos t, es decir, una proporción de 2:1. Cada uno de esos alelos se combinará con un alelo t de la planta corta homocigótica en la cruce de prueba; cada alelo T de la población que está siendo evaluada producirá una planta alta (Tt), mientras que cada alelo t producirá una planta corta (tt). Dado que la proporción de alelos T respecto a los t es de 2:1, esa será también la

proporción de plantas altas respecto a cortas que puede esperarse con las cruces de prueba. Ese es, de hecho, el resultado que obtuvo Mendel, lo cual le permitió verificar su ley de la segregación, ley que tiene sus raíces en la intervención del azar para la distribución física de los alelos individuales.

9.4 Describa la segunda ley de Mendel en términos de los alelos que se segregan en forma independiente.

A fin de ilustrar la distribución independiente de los alelos, estudiemos a la vez dos rasgos de la semilla: la forma (redonda o arrugada) y el color (amarillo o verde). Sean *H* el alelo redondo, *r* el alelo arrugado, *Y* el alelo amarillo y el alelo verde. Nota: *R* es dominante respecto a *r* y *Y* es respecto a *y*. A continuación crucemos en la *P*, el dominante homocigótico de ambos caracteres con el homocigótico recesivo. Sólo es posible la formación de una clase de óvulos y espermatozoides (los gametos aparecen dentro de círculos):



Todas las plantas de la generación *f*, tendrán semillas redondas y amarillas y será heterocigóticas en ambos rasgos. Esta clase de genotipo se llama dihíbrido.

Crucemos ahora la *f*. Si hay distribución independiente, el dihíbrido producirá gametos con todas las combinaciones posibles (*RY*, *Ry*, *rY*, *ry*); si no hay distribución, una posibilidad es que el gameto que contiene el alelo *R* también contenga el *Y*, mientras que la segunda clase de gameto presentará los alelos *ry*. Cuando Mendel efectuó la cruce de la *f*, descubrió que las proporciones fenotípicas de la *f*₂ correspondían a una situación en la que cuatro clases de espermatozoides podían unirse con cuatro clases de óvulos:

		♀			
		RY	Ry	rY	ry
♂	RY	RRYY	RRYy	RrYY	RrYy
	Ry	RRYy	RRyy	RrYy	Rryy
	rY	RrYY	RrYy	rrYY	rrYy
	ry	RrYy	Rryy	rrYy	rryy

En efecto, Mendel obtuvo en la *f*₂ una proporción de semillas de 9 redondas, amarillas : 3 redondas, verdes : 3 arrugadas, amarillas : 1 arrugada, verde. Si se observa cuidadosamente la anterior cuadrícula de Punnett se verá que esas son precisamente las proporciones que cabe esperar de una cruce en la que cada par de alelos distintos está en libertad de distribuirse de modo independiente.

Supóngase que los alelos no se segregan independientemente y que los gametos formados por la *f*, sólo son de dos clases: *RY* y *ry*. Entonces se tiene una cruce

	RY	ry	
RY	RRYY	RrYy	3 redondas, amarillas: 1 arrugada, verde
ry	RrYy	rryy	

En la *f*₂ sólo pueden formarse dos clases fenotípicas y lo hacen en proporción 3:1. Dado que la *f*₂ de Mendel consta de cuatro clases fenotípicas en proporción 9:3:3:1, es obvia la distribución independiente de las diferentes categorías génicas.

También resulta interesante que Mendel haya elegido siete caracteres cuyos genes están en cromosomas diferentes y que, por tanto, no están ligados. El juego haploide del chícharo de jardín consta de siete cromosomas, de modo que la probabilidad de que los genes de siete caracteres elegidos al azar se localicen en siete cromosomas diferentes es sumamente pequeña. Algunos geneticistas suponen que Mendel pudo haber ignorado los datos correspondientes a varios rasgos que no se apegaban a su segunda ley.

9.5 Cuando se cruzaron entre sí ratones domésticos de pelaje amarillo, la progenie exhibió pelaje amarillo y no amarillo en una proporción de 2:1. Al cruzar ratones amarillos con no amarillos, el resultado fue una proporción 1:1 de los dos fenotipos. La cruce de todos los no amarillos entre sí produce una descendencia totalmente no amarilla. ¿Cómo se explica esto?

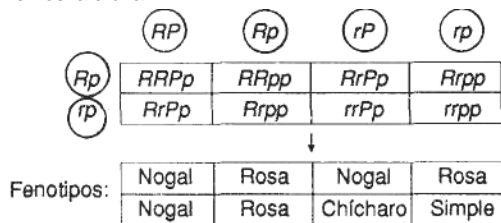
Al parecer, éste es un caso en el que el pelaje amarillo es dominante y el pelaje no amarillo es recesivo. Los ratones no amarillos siempre producen descendientes no amarillos; esto indica que el rasgo es recesivo. La única anomalía es el comportamiento de los amarillos. Parecen ser heterocigóticos, mas no producen la proporción esperada de 3:1 de una cruce híbrida.

La explicación es que el dominante homocigótico *YY* es una combinación letal, de modo que todos los individuos que la tienen mueren antes de nacer. Por tanto, todos los ratones amarillos sobrevivientes son heterocigótico-*f*. La cruce híbrida, que por lo general se traduce en una proporción 3:1, se caracteriza en este caso por una proporción 2:1 debido a que en la contabilidad final no aparece el dominante homocigótico, el cual constituía el tercio faltante del fenotipo dominante en la cruce.

9.6 En la gallina doméstica, el tipo de cresta depende de dos genes llamados rosa y chícharo, respectivamente. Cuando el alelo dominante *R* (rosa) se presenta junto con el dominante *P* (chícharo), el resultado es la "cresta nogal". Los individuos

homocigóticos recesivos (*rrpp*) tienen cresta "simple". Si hay un alelo *R* pero sin el alelo *P*, la cresta es rosa, mientras que un alelo *P* sin alelo *R* produce cresta chícharo. Determine los fenotipos de la cruce *RrPp* x *Rrpp*.

Primero determinaremos los gametos; luego efectuaremos la cruce.



9.7 La cruce de un gallo con cresta nogal y una gallina con cresta simple produjo en la descendencia un solo individuo con cresta simple. ¿Cuáles eran los genotipos de los progenitores?

La madre sólo podía ser homocigótica recesiva (*rrpp*). Dado que apareció un pollo con cresta simple, cada uno de los progenitores debió aportar cuando menos un gameto *rp*. Por tanto, el gallo nogal debió tener el genotipo *RrPp*. De un genotipo dominante homocigótico para cualquiera de esos genes no podía haber surgido un gameto con dos alelos recesivos.

9.8 En la siguiente lista se enumeran los rasgos del chícharo estudiados por Mendel y se presentan los resultados de sus cruces P, y f₁. Por ejemplo, en esos datos puede verse que de los 8023 descendientes de la f₂, 6022 presentaron el fenotipo dominante de color amarillo en la semilla, mientras que 2001 exhibieron el color recesivo verde en la semilla. De las 6022 semillas amarillas de la f₂ ¿cuántas serán redondas y producirán plantas de tallo corto con flores axiales purpúreas y vainas verdes estrechas?

La probabilidad de que varios eventos ocurran en forma simultánea es igual al producto de sus probabilidades individuales. Los datos de Mendel muestran que una cruce f₁ produce una proporción fenotípica 3:1; es decir, que por cada cuatro descendientes, tres presentan el fenotipo dominante y uno el recesivo. Por tanto, la probabilidad de que una de las plantas de Mendel exhiba una característica dominante es de 3/4, mientras que la de aparición de un rasgo recesivo es de 1/4. Las probabilidades individuales de cada uno de los fenotipos citados son las siguientes: tallo corto, 1/4; semilla redonda, 3/4; flor purpúrea, 3/4; posición axial, 3/4; vaina estrecha, 1/4; y vaina verde, 3/4.

La probabilidad de que todos estos fenotipos se presenten al mismo tiempo (es decir, en la misma planta) es de:

$$1/4 \times 3/4 \times 3/4 \times 3/4 \times 1/4 \times 3/4 = 81/4096$$

Por tanto, de los 6022 descendientes con semillas amarillas, es de esperar que 119 (6022 x 81 /4096) posean todos los caracteres citados.

9.9 En el problema anterior se calculó, con base en las probabilidades individuales de los rasgos fenotípicos, la probabilidad de aparición de un fenotipo polihíbrido. Las leyes de la probabilidad son igualmente útiles para predecir los genotipos. En el caso de una cruce f, dihíbrida en cuanto a altura de la planta y color de la semilla, usar las probabilidades de ocurrencia de los diversos alelos (en vez de las probabilidades fenotípicas) para calcular la proporción de descendientes f₂ con tallo corto nacidos de semillas amarillas.

Tales plantas deben tener genotipo *tYY* o *tTy*. Sólo existe una manera de que se forme un fenotipo de tallo corto: cada progenitor debe aportar un alelo *f* para formar un individuo homocigótico *tt*. Dado que la probabilidad de que un heterocigoto *Tt* transmita un alelo *f* es de 1/2, la probabilidad de que ocurran simultáneamente dos de tales eventos (es decir, de que se unan dos gametos con el alelo *f* para formar un cigoto *tt*) es de (1/2) (1/2) = 1/4.

Carácter	Cruce P ₁ (dominante x recesivo)	Toda la descendencia f ₁	Descendencia f ₂		Descendencia f ₂ total	Proporción de dominantes a recesivos
			Dominantes	Recesivos		
Longitud del tallo	Alta x corta	Alta	787	277	1064	2.84:1
Forma de la semilla	Redonda x arrugada	Redonda	5474	1850	7324	2.96:1
Color de la semilla	Amarilla x verde	Amarilla	6022	2001	8023	3.01:1
Posición de la flor	Axial x terminal	Axial	651	207	858	3.14:1
Color de la flor	Púrpura x blanca	Púrpura	705	224	929	3.15:1
Forma de la vaina	Inflada x estrecha	Inflada	882	299	1181	2.95:1
Color de la vaina	Verde x amarilla	Verde	428	152	580	2.82:1

La cubierta amarilla de las semillas puede aparecer de tres maneras distintas: 1) cada progenitor aporta un alelo y (probabilidad de $1/2 \times 1/2 = 1/4$); 2) el progenitor masculino aporta el alelo Y y el femenino, el alelo y (probabilidad de $1/2 \times 1/2 = 1/4$); ó 3) el progenitor masculino aporta el alelo y y el femenino, el alelo Y (probabilidad de $1/2 \times 1/2 = 1/4$). Cada uno de esos tres mecanismos contribuye a la probabilidad **total** de que se forme una semilla amarilla y, por tanto, sus probabilidades deben **sumarse** para determinar esa probabilidad total: $1/4 + 1/4 + 1/4 = 3/4$. [Otra manera de ver esto es pensar en que el único genotipo que no produciría cubierta amarilla es el yy (cuya probabilidad es de $1/2 \times 1/2 = 1/4$); por consiguiente, la probabilidad de que aparezcan los demás genotipos (y por tanto, de que tengan semillas amarillas) es de $1 - 1/4 = 3/4$.]

Puesto que la probabilidad de que aparezcan tallos cortos es de $1/4$ y la de que se formen semillas amarillas es de $3/4$, la probabilidad de que presenten simultáneamente los dos caracteres es de $(1/4)(3/4) = 3/16$. (Nota: éste es el mismo cálculo que hubiéramos empleado de haber tomado como punto de partida las probabilidades fenotípicas.)

- 9.10** Suponga que las cruza f , de ratones heterocigóticos en cuanto al alelo que determina la forma normal de la oreja (Γ) y un alelo mutante (t) que origina orejas torcidas produzcan 735 ratones con orejas normales y 265 con orejas torcidas. Determine, dentro de un grado de confianza de 0.05, si estos datos se ajustan a la ley mendeliana de la segregación de alelos dominantes y recesivos. (La χ^2 para un grado de confianza de 0.05 es 3.84.)

Conforme a la ley de la segregación, cabría esperar una proporción 3:1 de ratones normales respecto a ratones con orejas torcidas. Si el tamaño de la muestra fuera de 1000 ratones, esto significaría 750 normales y 250 con orejas torcidas. Usando el análisis de la ji cuadrada

$$\chi^2 = \frac{(735 - 750)^2}{750} + \frac{(235 - 250)^2}{250} = 0.3 + 0.9 = 1.2$$

Puesto que 1.2 es inferior a 3.84, los datos sí se ajustan a la segregación mendeliana normal. En este caso, la desviación respecto a la proporción esperada puede atribuirse al azar.

- 9.11** En *Drosophila*, el cuerpo gris (alelo silvestre) es dominante respecto al cuerpo negro (alelo mutante) y no está ligado al sexo, pues el gen del color negro se localiza en un autosoma. El ojo rojo (alelo silvestre) es dominante respecto al ojo blanco (alelo mutante) y sí está ligado al sexo, pues el gen del color del ojo está en el cromosoma X (no existe un alelo homólogo en el cromosoma Y). En *Drosophila*, el macho es XY y la hembra XX.

Reconstruya el genotipo y el fenotipo de los progenitores de las siguientes descendencias. G representará el alelo gris y g el negro; fíes el alelo de ojo rojo y \wedge el de ojo blanco.

Machos: 3/8 gris, blanco; 3/8 gris, rojo; 1/8 negro, blanco; 1/8 negro, rojo

Hembras: 3/8 gris, blanco; 3/8 gris, rojo; 1/8 negro, blanco; 1/8 negro, rojo

Quizá a primera vista el problema parezca abrumador. Sin embargo, tomándolo por partes es fácil analizarlo y resolverlo. Examinemos primero el color del cuerpo. Si sumamos todas las categorías grises y las comparamos con la suma del grupo negro, en los machos y en las hembras ocurre por igual una proporción de 3:1. Esto sólo puede ser el resultado de una cruce híbrida: $Gg \times Gg$: Por tanto, cada progenitor es heterocigótico y su fenotipo debe ser cuerpo gris.

Examinemos ahora la situación del gen del color de los ojos ligado al sexo. Nótese que los machos tienen ojos blancos y ojos rojos (1:1). Puesto que el macho recibe su cromosoma X de la madre, es lógico suponer que la madre debe poseer un X^r y un X^R y que, por tanto, tiene ojos rojos.

También las hijas exhiben una proporción 1:1 de ojos rojos respecto a ojos blancos. Si el padre fuera X^r , todas las hembras tendrían ojos rojos, pues todas recibirían del padre uno de sus cromosomas X, lo cual significa que todas tendrían por lo menos un alelo dominante para el color de los ojos. Por consiguiente, el padre debe ser X^R y tener ojos blancos.

Resumiendo:

σ	\times	φ
GgX^R		$GgX^R X^r$
gris, ojos blancos		gris, ojos rojos
Machos:		3/4 gris, blanco; 1/4 negro, blanco
Hembras:		3/4 gris, rojo; 1/4 negro, rojo

Dicho en términos sencillos, ésta es una cruce híbrida en términos del color del cuerpo (proporción 3:1).

Dado que todos los machos tienen los ojos blancos, la madre debe ser $X^R X^r$. Puesto que todas las hembras tienen los ojos rojos, el padre debe ser X^R .

Por tanto, el resultado final es:

σ	\times	φ
$GgX^R X^r$		$GgX^R X^r$
gris, ojos blancos		gris, ojos rojos

Nótese que las proporciones de coloración del cuerpo son iguales en la descendencia masculina y femenina, ya que ese rasgo no está ligado al sexo. La herencia del color de los ojos es diferente en los descendientes masculinos y los femeninos porque el gen sí está en el cromosoma X.

- 9.12 En años recientes surgió el problema de que en los juegos olímpicos y otros deportes importantes algunos varones competían en calidad de mujeres. ¿De qué manera podría ser útil el trabajo de Mary Lyon para resolver este problema?

Puesto que los individuos sin enfermedades por el cariotipo sólo tienen el corpúsculo de Barr cuando su genotipo es femenino, se usaron esos corpúsculos para asegurarse de que las atletas realmente pertenecen al sexo femenino. Se practica un frotis bucal a las atletas, el cual consiste en raspar el carrillo y luego colorear las células así obtenidas. La presencia del corpúsculo de Barr indica que el individuo realmente es una mujer; su ausencia delata a los varones. Lyon explicó que el corpúsculo de Barr se debe a la inactivación de uno de los cromosomas X de las células que contienen dos de estos cromosomas.

- 9.13 Es muy frecuente que una población contenga un mayor número de heterocigotos del que sería

lógico esperar con base en las leyes de la probabilidad. ¿Cuál podría ser la causa de este fenómeno?

Cuando desde el punto de vista selectivo los homocigotos tienen menor viabilidad que los heterocigotos correspondientes, la selección natural favorece a estos últimos. Ese fenómeno se conoce como vigor híbrido. Ciertas mutaciones, por ejemplo la de la anemia drepanocítica, confieren a sus poseedores un alto grado de inmunidad contra el paludismo. Por tanto, las personas que habitan en zonas endémicas se benefician al tener un alelo mutante de anemia drepanocítica combinado con un alelo normal, ya que eso los vuelve relativamente resistentes al paludismo. Sin embargo, los homocigotos con la mutación recesiva padecen la enfermedad anémica, a veces en grado mortal. Por otra parte, los homocigotos con el alelo normal son eliminados por el paludismo. De este modo, gracias a las fuerzas selectivas llegan a prevalecer los heterocinotos.

Problemas complementarios

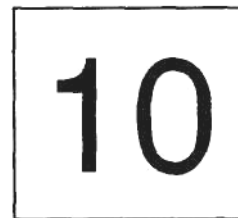
- 9.14 Mendel no estudió a) la segregación, b) la dominancia incompleta, c) la ligadura. d) a y b. e) b y c.
- 9.15 La reproducción sexual se observa a) sólo en los animales, b) sólo en las plantas, c) en los virus mas no en las bacterias, d) en casi todos los organismos del mundo vivo, e) en otras formas, pero jamás en los seres marinos.
- 9.16 Las formas alternas de un gen se denominan a) isómeros, b) entrecruzamientos. c) traslocaciones. d) alelos. e) ninguna de las opciones anteriores.
- 9.17 Si se parte de la suposición de que la dominancia es completa, ¿cuál es mayor, a) el número de genotipos en una cruce híbrida o b) el número de fenotipos en una cruce híbrida?
- 9.18 ¿Son más diversas a) las clases de gametos producidas por un individuo homocigótico o b) las clases de gametos producidos por un heterocigoto?
- 9.19 ¿Es mayor a) el número de clases fenotípicas en una cruce híbrida con dominancia completa o b) el número de clases fenotípicas en una cruce híbrida con dominancia incompleta?
- 9.20 ¿Es más numeroso a) el conjunto de grupos de ligadura de *Drosophila* o b) el conjunto de grupos de ligadura del ser humano?
- 9.21 ¿Es mayor a) el número de corpúsculos de Barr de una persona con el síndrome de Klinefelter o b) el número de corpúsculos de Barr de un varón normal?
- 9.22 Es imposible ser portador (tener el alelo de la enfermedad, mas no la enfermedad) de trastornos como la corea de Huntington, que se deben a un alelo dominante. a) Verdadero, b) Falso.
- 9.23 Los cambios hereditarios bruscos (descritos inicialmente por Hugo De Vries) se llaman mutaciones. a) Verdadero, b) Falso.
- 9.24 Los rayos X aumentan la tasa de mutación, a) Verdadero, b) Falso.
- 9.25 Es probable que la existencia de un gradiente de diferencias en ciertos rasgos, en vez de las dos clases independientes usuales, se deba a que varios genes intervienen en la generación del rasgo (*herencia poligénica*). a) Verdadero, b) Falso.

- 9.26 Cuando existen alelos múltiples para un solo carácter, cada individuo tendrá más de dos alelos para ese carácter.
a) Verdadero, b) Falso.
- 9.27 Los caracteres ligados al sexo pueden definirse como rasgos hereditarios que afectan a los órganos sexuales.
a) Verdadero, b) Falso.
- 9.28 Los patrones de bandas de los cromosomas gigantes de las glándulas salivales de las larvas de *Drosophila* permiten asociar los genes con regiones específicas del cromosoma, a) Verdadero, b) Falso.
- 9.29 Cabe esperar que la mitad de los hijos varones de una mujer normal portadora de la hemofilia padezcan esa enfermedad.
a) Verdadero, b) Falso.
- 9.30 Puesto que al lanzar al aire una moneda existen las mismas probabilidades de que caiga cara o cruz, si lanzamos una moneda y cae cara, el siguiente lanzamiento tiene que ser cruz.
a) Verdadero, b) Falso.

Respuestas

- | | | | |
|---------|---------|---------|---------|
| 9.14 e) | 9.19 b) | 9.23 a) | 9.27 b) |
| 9.15 d) | 9.20 b) | 9.24 a) | 9.28 a) |
| 9.16 d) | 9.21 a) | 9.25 a) | 9.29 a) |
| 9.17 a) | 9.22 a) | 9.26 b) | 9.30 b) |
| 9.18 b) | | | |

Mecanismos de control en genética



El cromosoma de una bacteria como *Escherichia coli* mide en total casi 1 mm de largo y está formado casi por completo por DNA. Prácticamente, todo ese DNA es material génico activo o potencial que tiene la capacidad de codificar hasta 4000 cadenas polipeptídicas diferentes. En un momento cualquiera, en la célula bacteriana pueden estar presentes hasta 700 enzimas funcionales y se observan considerables variaciones en cuanto al número de moléculas de cada proteína en un momento dado. Ciertas proteínas pueden estar ausentes o, si están presentes, lo están en muy escaso número.

Esto sugiere la existencia de complejos mecanismos de regulación de la expresión génica en las bacterias. La presencia de un gen determinado en el cromosoma bacteriano no es garantía de que éste se expresará. Además, el aspecto cuantitativo de la expresión está sujeta a considerables variaciones. Estas fluctuaciones de la expresión génica pueden ser explicadas al nivel de la transcripción o de la traducción. Quizá intervenga la estabilidad de los componentes del aparato de síntesis de proteínas, así como la velocidad con la que se sintetizan y organizan. También deben tomarse en consideración los mecanismos enzimáticos de degradación de las proteínas, pues la síntesis sólo es significativa cuando está balanceada contra la tendencia opuesta, hacia la destrucción.

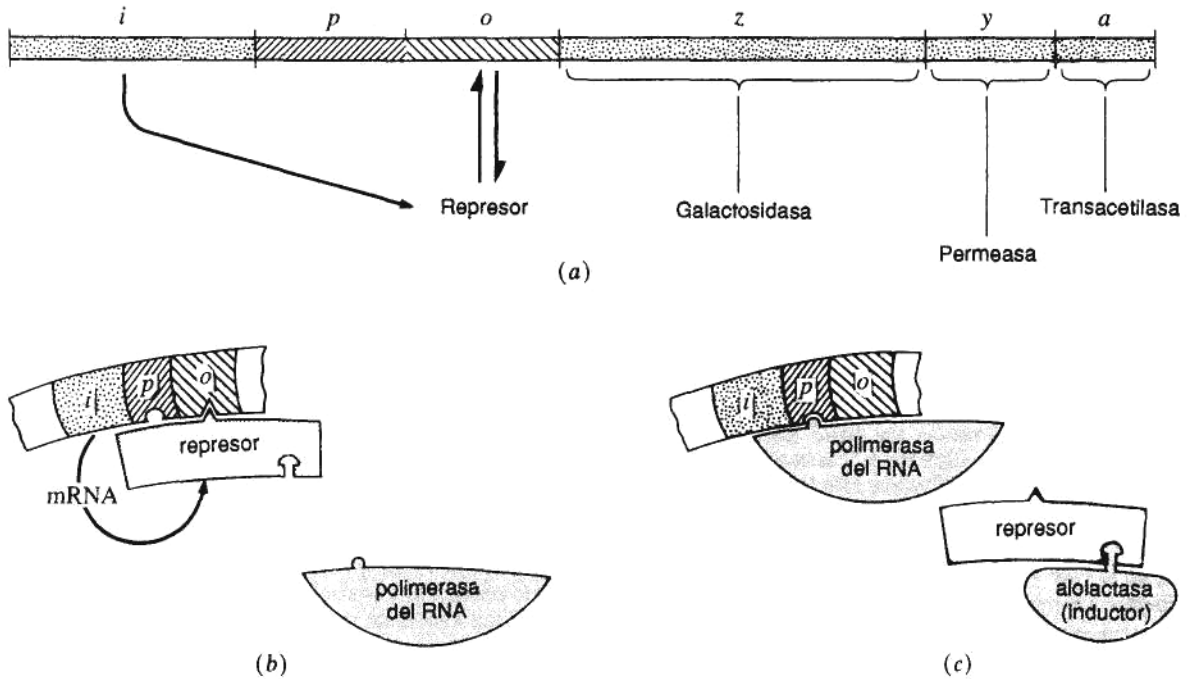
Aunque nuestro conocimiento del control génico en los procariotes dista de ser completo, sus detalles se prestan más al sondeo experimental que los mecanismos genéticos de control de las complejas células eucarióticas. En estas últimas, una membrana separa el material genético del compartimiento citoplásmico y, por ello, segrega efectivamente los procesos de transcripción y de traducción del código. La enorme reserva de DNA de la célula eucariótica se relaciona íntimamente con los núcleos de proteínas histónicas de los nucleosomas y, de hecho, los envuelve. Puesto que sólo las regiones exónicas del DNA eucariótico serán traducidas en proteínas, la mayor parte del DNA tiene funciones que no son precisamente genéticas; lo anterior complica aún más la presentación de un solo mecanismo para el control de la expresión génica.

Mediante el estudio de las levaduras, que son eucariotes relativamente sencillos, pudo avanzarse un poco en lo referente al conocimiento del control génico en las células eucarióticas. Sin embargo, una célula ordinaria de los vertebrados puede ser hasta 40 veces más grande que una célula de levadura, lo cual nos lleva a preguntarnos si los mecanismos de control de la levadura unicelular son iguales a los de las células, tan diferentes y complejas, de los organismos pluricelulares.

10.1 LA HIPÓTESIS DEL OPERON

En 1961, Francois Jacob y Jacques Monod, ambos del Instituto Pasteur de París, propusieron una novedosa teoría sobre la regulación génica en los procariotes. Según su planteamiento teórico, los genes codificadores de enzimas funcionalmente relacionadas están muy próximos entre sí en el cromosoma bacteriano y se encienden y apagan al unísono. Este conjunto génico unitario está bajo el control de un gen llamado **operador** (Fig. 10.1), el cual funciona como si fuera un interruptor. El operador y sus genes estructurales adyacentes integran un **operón**. Por lo regular, el operón se apaga cuando un segundo tipo de gen de control, denominado **gen regulador**, produce una pequeña proteína llamada **represor**. Este represor se adhiere al operador y de ese modo lo mantiene en la posición de apagado. Cuando en el medio están presentes ciertas sustancias, éstas reaccionan con el represor e impiden que se adhiera al operador. El resultado es que el operón deja de estar reprimido y se enciende; en tales circunstancias, la polimerasa del RNA, que se fija a un sitio **promotor**, queda en libertad para iniciar la transcripción. La sustancia que nulifica al represor se denomina **inductor**, pues influye sobre el operón para que se encienda y comience a sintetizar enzimas.

EJEMPLO 1 El primer operón descubierto por Jacob y Monod fue el **operón lac**, el cual produce las enzimas necesarias para la degradación de la lactosa (azúcar de la leche). El operón *lac* consta de tres genes estructurales que

Fig. 10.1 El operón *lac*.

controlan la síntesis de tres enzimas indispensables para el procesamiento del disacárido lactosa de la leche. Esos tres genes constituyen la porción funcional clave del operón y se encienden y apagan al unísono. El primero de esos genes estructurales codifica la síntesis de la β -galactosidasa, la enzima que rompe la lactosa en glucosa y galactosa, los monosacáridos del azúcar de la leche. La enzima está formada por cuatro cadenas polipeptídicas (es decir, es tetramérica). El segundo gen estructural codifica la **permeasa**, enzima que facilita el paso de lactosa al interior de la célula bacteriana, donde puede ser procesada. (Como su nombre lo indica, la permeasa aumenta las características de permeabilidad de sustancias específicas.) Un tercer gen estructural, que codifica una transacetilasa, completa el trío de genes estructurales del operón. La **transacetilasa** promueve la transferencia de un grupo acetilo ($\text{CH}_3\text{—C—}$) de la acetil-CoA a la galactosa, pero no participa directamente en el procesamiento de la lactosa en sí. Por lo común, estas enzimas no se sintetizan. Sin embargo, cuando está presente en el medio, la lactosa actúa como un inductor (o **desrepresor**) del operón al adherirse al represor *lac* y evitar que éste inhiba el operador. Entonces, la lactosa es el estímulo que provoca la síntesis de las enzimas necesarias para que la célula pueda degradarla y aprovecharla: un refinado mecanismo cuyo efecto es la síntesis de enzimas sólo cuando son necesarias.

En algunos casos, el operón está encendido incluso cuando las circunstancias son normales. Luego, las moléculas que se forman lo apagan. En este caso, primero se produce un represor inactivo; después, este represor es activado por la nueva molécula (**correpresor**) y apaga el operón.

EJEMPLO 2 El aminoácido triptófano es sintetizado por una vía en la que participan cinco enzimas interactuantes asociadas con un operón. En condiciones normales, la vía se mantiene activa y el operón está encendido, de modo que hay síntesis de triptófano. Pero si se introduce triptófano, éste funciona como correpresor (combinándose con el represor inactivo para activarlo y apagar el operón, suspendiendo así la síntesis subsecuente de las enzimas necesarias para producir ese aminoácido). Este es un ejemplo del fenómeno llamado **Inhibición por el producto final**, que consiste en que un proceso puede ser apagado por su producto final. Este "talento" celular permite que la bacteria ejerza en su interior una economía muy austera.

La función de los represores, tanto activos como inactivos, es ejemplo de los mecanismos de control negativos de la expresión génica; sin embargo, también existen mecanismos positivos de control.

EJEMPLO 3 Uno de tales mecanismos positivos para el operón *lac* se relaciona con una proteína capaz de

Se han descubierto otros operones y el principio de su funcionamiento es muy semejante al del operón *lac*.

combinarse con el AMP cíclico, sustancia mensajera que media los efectos de muchas hormonas sobre la actividad celular. Esa proteína se llama **proteína fijadora del AMP cíclico** (CAP, del inglés *cyclic AMP protein*). En presencia de AMP cíclico, la CAP se localiza en el sitio promotor del DNA. Cuando esta proteína se fija al AMP y se adhiere al promotor, altera la conformación de este último y, de ese modo, aumenta la capacidad del promotor para fijarse a la polimerasa del RNA.

Las concentraciones de AMP cíclico son bajas en presencia de glucosa o de otros compuestos de carbono de ese tipo. (La glucosa y algunos otros monosacáridos son fuentes de energía más eficaces que la lactosa, de modo que la célula se beneficia evitando el procesamiento de lactosa cuando dispone de otras fuentes alternativas.) Cuando las concentraciones de AMP cíclico son bajas, la CAP no se fija al sitio promotor y, por consiguiente, no ocurre la activación consecuente de la polimerasa del RNA. En ausencia de otras fuentes de carbono distintas a la lactosa, las concentraciones de AMP cíclico se elevan y éste forma un complejo con la CAP, la cual se adhiere posteriormente al sitio promotor del operón *lac* activándolo. Si hay lactosa en el medio, habrá una gran actividad del operón *lac*. En este caso, la acción de la CAP es un mecanismo de control positivo que se superpone al mecanismo represor más prominente.

Según parece, los operones desempeñan cierta función en la integración del material viral (**fago**) dentro de los cromosomas bacterianos. Cuando los virus infectan una célula, le inyectan el ácido nucleico viral pero la cubierta proteínica permanece afuera de la célula. El DNA viral captura la maquinaria genética de la célula mediante un proceso de seducción bioquímica, de modo que la célula empieza a sintetizar partículas virales. Por lo común, el fago que ataca a la bacteria forma cientos de copias de la partícula viral (cromosoma + cápsula proteínica), las cuales **Usan** (rompen) dicha célula para infectar a otras.

En algunos casos, el genoma viral se integra al cromosoma del hospedero. Los genes virales son replicados junto con los genes bacterianos durante cierto número de ciclos de división celular. Luego, intempestivamente, el virus juega al caballo de Troya e inicia un ciclo de proliferación e infección en la colonia bacteriana. Los virus de este tipo se denominan **virus templados** y el fenómeno en el que un virus "agazapado" produce brotes repentinos de infección se llama **lisogenia**. Las partículas virales completas se conocen como **profagos**.

Al parecer, el inicio del estado lítico, durante el cual el fago se separa del genoma bacteriano y empieza a multiplicarse, se dispara al encenderse un operón. Varios operones actúan secuencialmente para iniciar la cascada de efectos asociados con la lisis. Durante la fase de profago, el propio virus produce el represor que mantiene frenados los operones del ciclo lítico. Sólo cuando se producen grandes cantidades de una enzima que repara al DNA luego de que la célula sufrió una lesión, el represor es parcialmente degradado y el virus comienza a producir

las enzimas necesarias para la proliferación viral y la lisis de la célula bacteriana. En uno de los virus templados que más a fondo se han estudiado, el **virus lambda**, la luz ultravioleta puede iniciar fácilmente el ciclo lítico, el cual incluye la supresión de la síntesis del represor.

10.2 OSTRÓN, RECÓN Y MUTÓN

Un **gen**, en cualquiera de sus formas alélicas específicas, se define como una secuencia lineal de bases suficientes para codificar una sola proteína. En algunos casos, el gen contiene codones (tres bases sucesivas) que codifican una sola cadena polipeptídica en vez de una proteína compleja. La unidad funcional que codifica un polipéptido o una proteína se llama **cistrón**. Dicha unidad se diferencia del segmento de DNA que participa en las mutaciones, el cual es más pequeño. El número mínimo de bases que al mutar producen un cambio fenotípico se denomina **mutón**; cada cistrón puede contener centenares de mutones, ya que la alteración de una simple base puede bastar para ocasionar una alteración fenotípica. El mismo razonamiento puede ser aplicado a la unidad relacionada con la transferencia de material genético entre dos cromosomas homólogos. El **recón** es la parte del cistrón que participa en un intercambio de información genética (recombinación) entre dos cromosomas. El número específico de los pares de bases que participan en este fenómeno de recombinación no está definido de una manera tan exacta como la región de DNA asociada con el cistrón y con el mutón.

10.3 REGULACIÓN GÉNICA EN LOS EUCARIOTES

En teoría, los mecanismos de regulación génica que existen en los procariotes, por ejemplo el funcionamiento del operón, también podrían ejercer una función controladora sobre el genoma eucariótico. Sin embargo, lo más probable es que existan diferencias cualitativas y cuantitativas en lo referente al control génico en los cromosomas eucarióticos.

El número de genes presente en el genoma total de los eucariotes puede ser hasta 800 veces mayor que el de los procariotes. Además, en una célula eucariótica cualquiera pueden estar apagados hasta el 99% de los genes potenciales. Por último, el material genético traducible del eucariote está interrumpido por secuencias intermedias que no se expresan. Esto último es un descubrimiento fascinante que enseguida estudiaremos más a fondo.

EJEMPLO 4 En 1977, un análisis del gen que codifica la síntesis de la ovoalbúmina en las gallinas reveló que algunos de los segmentos participantes en la codificación de la

proteína estaban interrumpidos por segmentos de nucleótidos que carecían de información genética. Hoy día, las bandas codificadoras se llaman **exones**, mientras que las regiones no codificadoras que dividen el gen se conocen como **Intrones**. Al continuar investigando una variedad de eucariotes avanzados, se descubrió que la mayoría de los genes están divididos de esa manera. En el caso del gen de la ovoalbúmina, ocho exones están separados por siete intrones. De hecho, el gen tiene en total una mayor longitud formada por secuencias intrónicas intermedias que por segmentos exónicos codificadores. Por otra parte, los genes de la β -globulina de los mamíferos sólo contienen dos intrones. En general, los genes están divididos en partes intrónicas y exónicas aproximadamente iguales, aunque hay algunos en los que las regiones intrónicas son mucho mayores que las exónicas.

No en todas las situaciones se observan estos **genes partidos**. Los diversos genes que codifican la síntesis de las histonas nucleosómicas no están partidos; asimismo, casi todos los interferones son codificados por genes ininterrumpidos. Por el contrario, muchos de los genes que codifican la síntesis de tRNA y rRNA sí presentan intrones. En general, se observa una mayor tendencia a la Interrupción intrónica en los eucariotes más avanzados respecto a los más primitivos.

Todos estos descubrimientos señalan la existencia de un conjunto diferente de mecanismos de control para el genoma eucariótico.

EJEMPLO 5 Según parece, existen tres clases básicas de DNA en los cromosomas eucarióticos. Lo sorprendente es que en muchos eucariotes sólo aproximadamente el 1% de ese DNA puede codificar proteínas. Tampoco existe una relación simple entre la cantidad total de DNA en una célula y la complejidad de dicha célula. *Drosophila* tiene aproximadamente 75 veces más DNA que *E. coli*, pero los seres humanos poseen sólo un trigésimo del contenido de DNA de una salamandra.

Un tipo de DNA se conoce como **DNA muy repetitivo** debido a que sus secuencias están presentes miles de veces en el genoma. Dichas secuencias suelen ser cortas y se repiten una después de otra en diversas posiciones del cromosoma. Dado que estas secuencias en tándem se separan de los otros tipos de DNA al centrifugar en un gradiente de densidad un extracto de DNA, han recibido el nombre de **DNA satélite**. Las secuencias cortas y con variación moderada son las que se observan en mayor abundancia; están asociadas con el centrómero del cromosoma y con otras regiones heterocromáticas de los brazos cromosómicos. Al parecer no son transcritas. Por ahora se sabe que las unidades más largas de DNA muy repetitivo codifican las subunidades de RNA más ligeras del ribosoma, pero no sintetizan proteínas. Se han identificado otras secuencias muy repetitivas, pero hasta el momento no se ha descubierto su función.

El **DNA moderadamente repetitivo** constituye un segundo tipo de DNA y representa casi el 25% del cromosoma. Sus secuencias aparecen cientos de veces en el cromosoma y se identifican con los genes que codifican las proteínas histónicas. Su carácter repetitivo puede deberse a la

necesidad que la mayor parte de las células eucarióticas tienen de sintetizar muchas moléculas de las importantes histonas.

Casi tres cuartas partes del genoma eucariótico están formadas por **DNA de una sola copia**, el cual se encuentran todos los genes del cromosoma que codifican proteínas (es decir, los genes estructurales). Buena parte de ese DNA jamás se transcribe. Algunas de las porciones no transcritas son casi idénticas a los verdaderos genes estructurales y, por ello, se denominan **seudogenes**. Una característica muy interesante de algunos pseudogenes es que parecen derivarse del RNA mediante un proceso de reversotranscripción. Puesto que cabe la posibilidad de que los pseudogenes representen el resultado de procesos microevolutivos significativos, el descubrimiento de su origen despierta mucho interés. Si su falta de funcionalidad se debe simplemente a la acumulación desadaptativa de mutaciones, representan una considerable carga para el genoma.

En la búsqueda de los conformadores exclusivos de la expresión génica de los eucariotes, los principales sospechosos son las proteínas de los cromosomas individuales. El DNA está enrollado alrededor de los núcleos de histonas del nucleosoma de tal modo que existen sitios donde ocurren marcados dobles del polinucleótido. Quizá es en esos puntos de tensión donde los factores regulatorios ejercen sus efectos. Por el contrario, las histonas pueden afectar la estrechez de su interacción con el DNA. Es probable que el **DNA** sea más accesible a los factores que inician la transcripción cuanto más laxamente esté unido a las histonas. Asimismo, se descubrieron en el núcleo proteínas más grandes y ácidas; es probable que éstas participen en la expresión génica. Las proteínas no histónicas no son un elemento vital de la estructura de la cromatina y tienden a ser componentes variables del núcleo (hechos que sugieren una función regulatoria, mas no una participación como componentes constantes de un proceso invariable).

Los genes que intervienen activamente en la transcripción y la traducción están situados en segmentos del cromosoma que se colorean con menos intensidad: la **euromatina**. Las regiones intensamente coloreadas, llamadas **heterocromatina**, contienen genes que jamás fueron activos o que, siendo activos, dejaron de serlo.

EJEMPLO 6 En los cromosomas **politónicos**, que contienen muchas cadenas debido a repeticiones reiterativas, es fácil estudiar e identificar regiones específicas que presentan bandas claramente marcadas. En tales cromosomas, las regiones euromáticas presentes al comienzo del desarrollo son sustituidas en las últimas fases del desarrollo por regiones heterocromáticas. Esto sugiere que hay actividad génica muy intensa durante una etapa, pero que dicha actividad se suspende más adelante. En el caso de las células que poseen dos cromosomas X, uno de ellos se convierte, al azar en diferentes células, en un cuerpo de Barr heterocromático.

Los cromosomas politónicos de *Drosophila* permitieron demostrar la importancia de los cambios estructurales en la cromatina como un corolario de la transcripción génica. En las regiones de eucromatina que se están transcribiendo, se observa una mayor vulnerabilidad a la DNasa I, la enzima que digiere al DNA. Esta mayor vulnerabilidad a la digestión sugiere un marcado desdoblamiento y una interrupción de la estructura regular de la cromatina. Dentro de una región de DNA vulnerable puede haber sitios hipersensibles, los cuales se relacionan con segmentos más cortos de DNA que no están presentes en absoluto en los nucleosomas. Es probable que las señales proteínicas específicas para la transcripción se localicen en esos sitios hipersensibles.

Cualquiera de los segmentos no transcribibles del cromosoma puede funcionar como un Interruptor potencial que encienda los genes de la región eucromática. Quizá los exones funcionen como centros de control y lo mismo ocurra con toda la proteína y el RNA asociados con el cromosoma. Resulta claro que los genes pueden ser muy activos en un momento dado y que su capacidad de síntesis de proteínas puede estar suspendida en otras ocasiones. El aumento de la actividad de los genes politónicos de *Drosophila* se observa físicamente en forma de **esponjamiento** cromosómico, es decir, conjuntos de lazos de DNA con grandes cantidades de RNA entrelazado que se proyectan lateralmente a partir de las regiones de exones activos del cromosoma. En otra forma de actividad génica acrecentada, series completas de genes se duplican muchas veces para generar el RNA o la proteína necesarios (proceso denominado amplificación). Esto se ejemplifica con la formación del nucléolo, que contiene copias múltiples de los genes que transcriben el RNA ribosomal. El nucléolo se convierte en el sitio de producción y almacenamiento de rRNA.

La correlación entre la actividad génica y la **submetilación** sugiere claramente la existencia de un mecanismo molecular fundamental de activación génica. En el DNA de los mamíferos, del 5 al 7% de los carbonos de la citosina poseen grupos metilo. En los sitios génicos donde se está efectuando (o se efectuará) la transcripción, se ha detectado una marcada desmetilación. La suposición de una participación de la desmetilación en la activación génica se basa en la influencia de los grupos metilo sobre la conformación de la molécula de DNA. Los cambios de conformación así inducidos pueden alterar la capacidad de los efectores y de los reguladores para fijarse al DNA.

Se pueden ejercer grados considerables de control en los niveles que están más allá de la transcripción; por ejemplo, en el procesamiento postranscriptivo del mRNA y en la modificación de los diversos pasos de traducción. Por ejemplo, la síntesis de hemoglobina en los mamíferos se controla en grado considerable al nivel de la traducción. El mecanismo de control es la fosforilación de

factores de traducción vulnerables a la acción de las cinasas. Los numerosos factores necesarios para iniciar la traducción en los eucariotes se denominan colectivamente **factores eucarióticos de Iniciación** (eIF, del inglés *eukaryotic initiation factors*).

Es factible que las diferencias en los mecanismos de control de los procariotes y los eucariotes se deban a las tareas tan diametralmente opuestas que tienen que realizar los dos grupos. En los procariotes, la síntesis de proteínas debe responder de manera rápida y precisa a los cambios en el ambiente. En los procariotes se puede expresar más del 90% del mapa génico (genoma). En los eucariotes, sólo una pequeña porción del genoma total se expresa en cada célula; la principal función de esa expresión es la creación de una célula muy especializada.

10.4 EL CÁNCER COMO ABERRACIÓN GENÉTICA

Los tumores malignos (mortales) clasificados como cánceres constituyen en realidad una amplia variedad de patologías. La palabra **cáncer** se deriva del latín "cangrejo" y se eligió debido al patrón radiante de desarrollo que se observa en los cánceres macizos. Sin embargo, también es un cáncer la proliferación desmedida de tejidos como la sangre. En general, los cánceres son poblaciones celulares que exhiben proliferación irrestricta. Tienen a invadir las estructuras adyacentes y llegan a alterar el funcionamiento normal de los tejidos circundantes. Un fenómeno aún más grave es la colonización generalizada de regiones distantes del cuerpo por células cancerosas, transportadas por la sangre y la linfa, provenientes del tumor canceroso inicial. Esta diseminación generalizada del cáncer se denomina **metástasis**.

Es mucho lo que se ha aprendido acerca de la naturaleza del desarrollo del cáncer con base en estudios de células cancerosas cultivadas fuera del cuerpo. Una de las primeras líneas celulares de cultivo de tejidos que quedaron bien establecidas es la llamada HeLa, la cual se ha mantenido viva en diversos laboratorios desde 1950. Las células originales provienen del carcinoma cervical de una mujer negra a quien se dio el seudónimo de Helen Lañe (su verdadero nombre fue Henrietta Lacks). Uno de los descubrimientos más sorprendentes realizados en estos cultivos es la ausencia de **Inhibición por contacto**, fenómeno consistente en la tendencia de las células a dejar de crecer y dividirse cuando hacen contacto con otras células. Los receptores de las células normales son estimulados para que señalen la suspensión de la proliferación cuando hay peligro de hacinamiento, pero ese mecanismo es inexistente en las células cancerosas. Asimismo, la proliferación de las líneas celulares normales está limitada por la tendencia de las células a

dividirse un número específico de veces y luego a dejar de multiplicarse. Aunque no se trata de un mecanismo de control de la multiplicación tan preciso como la inhibición por contacto, su ausencia en los tejidos cancerosos también contribuye a la proliferación irrestricta de los tumores malignos.

Se han reunido pruebas convincentes de que el cáncer puede ser una enfermedad basada en los genes. Existen predisposiciones hereditarias a muchas formas de cáncer. En algunas células cancerosas se observan números anormales de cromosomas, mientras que en otras existen anomalías cromosómicas; por ejemplo, translocaciones, inversiones y deleciones. Quizá la deficiente capacidad de las células para reparar el DNA dañado se relacione con una mayor vulnerabilidad a ciertos tipos de cáncer. Además, los **carcinógenos** (agentes que provocan cáncer) también son **mutagénicos** (producen mutaciones). La relación entre tales procesos es tan estrecha, que la prueba estándar de evaluación de la carcinogenicidad de los diversos reactivos químicos o medicamentos (prueba de Ames) consiste en la determinación de la mutagenicidad, observada en bacterias, de la sustancia en cuestión.

Quizá la línea de pruebas más convincentes acerca de los orígenes genéticos del cáncer se debe al descubrimiento de los **oncogenes**. Según parece, la presencia y la actividad de tales genes se relacionan con la transformación de células normales en células cancerosas. Por lo común, los oncogenes surgen de cierto número de genes ordinarios de la célula llamados **protooncogenes**. El protooncogén desempeña una función doméstica ordinaria dentro del genoma, hasta que se transforma en un oncogén debido a algún fenómeno determinado que modifica su estructura o su tasa de actividad. Un tipo de fenómeno, identificado como causa de la transformación del protooncogén en oncogén, es el ingreso de un retrovirus en la célula normal. El retrovirus contiene RNA en su genoma, pero también posee una reversotranscriptasa que le permite sintetizar una copia de DNA basada en su RNA. Luego, esa copia de DNA puede incorporarse al genoma de la célula. Cada vez que se incorpora DNA viral al genoma del hospedero, existe la posibilidad de que los genes celulares adyacentes sufran daños directos o que estos queden bajo el control de factores regulatorios virales que alteren sus formas normales de expresión. Esos dos fenómenos, llamados colectivamente **tumorigénesis por inserción**, han sido señalados como causa de tumores.

Diversas líneas de pruebas señalan a los oncogenes como causa de proliferación cancerosa. En algunos casos, el producto proteínico de un gen celular ha estado implicado en el cambio **neoplásico** (es decir, la formación del tumor). Más tarde se demostró que la mutagénesis por inserción es causa de alteraciones en el gen celular. En las células en cultivo ocurren cambios

fenotípicos cuando algún vector viral les introduce protooncogenes mutantes; esto prueba la actividad biológica de esos supuestos inductores.

Quizá el ejemplo más ilustrativo de este fenómeno sea el estudio detallado de las translocaciones cromosómicas (intercambios entre cromosomas no homólogos). Desde hace tiempo se sabe que las células cancerosas contienen cromosomas dañados, pero algunos investigadores rechazan que tales daños tengan importancia específica. Mediante análisis precisos de las translocaciones se descubrió que un nuevo segmento quedaría junto a un protooncogén; esta yuxtaposición, debida a un intercambio de partes cromosómicas, produce un nuevo vecino para el protooncogén, lo que quizá altera la expresión de este último. Es factible que este fenómeno sea la causa del cáncer denominado **linfoma de Burkitt**. En el caso de la leucemia mielógena crónica (que afecta a la médula ósea y al tejido esplénico) el mecanismo operante es distinto. En ésta ocurre una translocación entre los cromosomas 9 y 22. En el proceso, parte del protooncogén denominado *c-able* se fusiona con otro locus génico llamado *bcr*. Este nuevo gen, resultado de la fusión de materiales génicos distintos, produce una enzima extraordinariamente activa y muy diferente del producto celular normal del protooncogén. Según se piensa, esta sustancia puede estar relacionada con el proceso tumorigénico.

En 1982, se realizaron experimentos en los que se transfirió el DNA de células tumorales a células normales mantenidas en cultivo. En un número significativo de casos, las células normales se transformaron en neoplasmas (tumores). En ese DNA se identificaron varios oncogenes que, en esencia, eran alelos mutantes de genes celulares normales. El hecho de que el DNA tumoral contenga oncogenes identificables apoya la idea de que los genes alterados participan en la tumorigénesis. Asimismo, en tres estudios diferentes se demostró que la amplificación de un oncogén se correlaciona con el pronóstico de menores probabilidades de supervivencia; esa correlación establece un enlace cuantitativo entre el oncogén y la virulencia del cáncer.

Se han identificado más de 20 oncogenes retrovirales. Los primeros trabajos fueron realizados por Peyton Rous, quien demostró, en 1910, que un virus podía inducir cáncer en los pollos. Más de 50 años después, Rous recibió el Premio Nobel por haber señalado esa relación entre los virus y la inducción del cáncer. En ese caso, un oncogén denominado *src* es introducido en las células del pollo por un retrovirus que se conoce actualmente como **virus del sarcoma de Rous**.

Cabe destacar que, hasta el momento, a pesar de que algunos tumores humanos benignos —por ejemplo las verrugas— parecen tener una base viral, aún no se establece una relación clara entre esos virus y los cánceres del ser humano.

Problemas resueltos

10.1 ¿Cómo está distribuido el mapa genético (DNA) dentro de la célula bacteriana?

La mejor estudiada de las células bacterianas es la de *E. coli*, la cual nos será muy útil como modelo de las bacterias en general. Todos los genes que controlan el metabolismo, el crecimiento y la reproducción se localizan en un cromosoma único, el cual consta de un largo filamento de DNA de doble cadena que contiene más de dos millones de pares de bases. Cuando el cromosoma es extraído de la célula bacteriana, adopta una forma circular; empero, dentro de la célula está muy plegado. Ese plegamiento se realiza gracias a la cooperación de RNA y proteínas, aunque se desconocen los detalles precisos de ese fenómeno. No hay proteínas histónicas dentro del cromosoma bacteriano, de modo que el plegamiento debe ser causa de la presencia de otros tipos de proteínas.

También existe un grupo de genes representado por pequeños fragmentos circulares de DNA que yacen afuera del cromosoma. Esas estructuras, denominadas **plasmidios**, se observan por igual en las bacterias y las levaduras. Los plasmidios pueden contener desde unos cuantos, hasta 25 genes diferentes (generalmente los que confieren resistencia contra antibióticos específicos). Los plasmidios pueden autorreplicarse y, en general, se reproducen al mismo tiempo que la célula. Es fácil aislarlos de sus células y concentrarlos para realizar experimentos de Ingeniería genética. Después de abrir los plasmidios mediante enzimas restrictivas, es posible incorporar genes exóticos en su estructura circular y luego introducirlos en nuevas células bacterianas para que dichos genes se expresen en ellas. Por tanto, se han usado plasmidios y virus como vectores para la introducción de DNA exótico en los genomas bacterianos.

Los **epsomas** son plasmidios que en un momento dado pueden existir como diminutos anillos independientes de DNA, pero que en otras ocasiones se integran al cromosoma en sí. Por lo regular, los epsomas son portadores de los factores sexuales que dividen a las bacterias en diversos tipos de apareamiento. El factor sexual, F, está presente como un drculillo autónomo de DNA en las cepas de *E. coli* denominadas R. Ese factor puede replicarse y pasar a una célula (F-) que carece del factor. La integración del F al cromosoma principal tiene como resultado la creación de una cepa llamada *Hfr* (del inglés, *high frequency recombinatbn* "de recombinación muy frecuente"). Las células de esta cepa tienden a conjugarse de modo característico con las células de la cepa F-. El cromosoma de la cepa Hfr empieza a replicarse y la copia resultante pasa a través de un puente de conjugación hacia la célula F-. La célula F- se recombina con la cadena inserta, pero lo hace en

una forma que depende del tiempo, de modo que cuanto más prolongada es la conjugación, mayor será el intercambio génico. Es posible elaborar un mapa aproximado de los cromosomas con base en el tiempo necesario para los intercambios génicos de un carácter hereditario determinado. Obviamente, cuanto más tiempo se necesita para la recombinación, más lejano se hallará ese carácter del extremo puntero del cromosoma donador introducido.

10.2 Mencione el mecanismo mediante el cual los operones controlan la transcripción.

A fin de que el DNA inicie la formación de RNA para la traducción subsecuente, primero debe unirse a una polimerasa del RNA. El sitio de fijación de la polimerasa del RNA sobre el DNA se llama **promotor**. El operador se localiza dentro de la región promotora (o se traslapa con ella), de modo que la fijación de la polimerasa del RNA es bloqueada por el represor cuando está presente. En presencia de un inductor (lactato o un isómero estrechamente relacionado con éste en el caso del operón *lac*), el represor se inactiva (y de esa manera se desliga del operador o no se le adhiere) y el operón se enciende en la forma Inducible ordinaria. Luego, la polimerasa del RNA se fija al sitio promotor y comienza la transcripción.

La transcripción se lleva a cabo a lo largo del molde de DNA en sentido 3'→5'. Por ejemplo, en el caso del operón *lac* se sintetiza una sola copia de RNA para los tres genes estructurales del operón *lac*. Antes de la traducción, será necesario el procesamiento de esta molécula única de RNA para permitir la formación de tres enzimas independientes.

10.3 ¿Qué ventajas surgen de la organización del operón dentro del cromosoma bacteriano?

Una de las principales es que conduce a la síntesis de grupos de enzimas funcionalmente relacionadas, por lo general a partir de una sola copia de mRNA. Dado que es necesario activar una vía funcional en términos de todos sus componentes, el operón ofrece una respuesta de tipo todo o nada al servicio de la eficiencia.

Los mecanismos de control que encienden o apagan el operón hacen que éste se vuelva sensible a los cambios ambientales a los que tiene que ajustarse la célula bacteriana. La capacidad de la célula para sintetizar represores funcionales y no funcionales permite que una amplia gama de estímulos ambientales ejerzan sus efectos. Los sistemas inducibles pueden ser activados por agentes que someten al represor, mientras que los sistemas constitutivos pueden ser apagados por correpresores que activan a represores inicialmente nulos. El refinamiento de estos mecanismos se logra con la

participación de la proteína CAP y el AMP cíclico en la activación del sitio promotor.

- 10.4 ¿Por qué es inadecuado el concepto de un solo gen como unidad hereditaria por excelencia para explicar de manera global la síntesis de proteínas, la recombinación y la mutación?

La función primaria del gen es codificar una proteína. Por tanto, debe haber suficiente DNA para codificar cada uno de los aminoácidos que constituyen la estructura primaria de la proteína. Ese segmento mínimo de DNA recibe el nombre de cistron y es la unidad funcional básica del gen; sin embargo, existen unidades funcionales inferiores a este nivel primario. Una mutación implica un cambio en el mensaje original almacenado en el cistron. Dicho cambio puede conducir a la síntesis de una proteína alterada o a la suspensión de esa síntesis. Dado que en algunos casos el cambio de una sola base basta para que haya mutación, incluso segmentos muy pequeños de DNA pueden constituir una unidad de mutación: el mutón. Por consiguiente, el cistron puede contener cientos de mutones.

Todavía no se sabe con claridad cuál es el segmento mínimo de DNA que participa en los intercambios de información genética. Es factible que el intercambio de un número relativamente escaso de bases entre los cromosomas no dé por resultado la transferencia mutua de material informativo intacto. Quizá el recón, la unidad mínima de recombinación, sea un poco más corto que el cistron completo.

- 10.5 Describa dos mecanismos presentes en las células eucarióticas para la síntesis masiva de proteínas y RNA.

La existencia de copias múltiples de muchos genes, sobre todo los que codifican unidades de RNA ribosomal, constituye una vía amplificada para la síntesis de materiales que son necesarios en grandes cantidades. Muchos de esos genes repetitivos ocurren en forma de tándem (sucesión lineal), pero otros realizan la amplificación por replicación local de la cadena de DNA para producir un segmento polifónico dentro del cromosoma. El nucléolo, que está asociado con la producción y el almacenamiento de rRNA, es una región de este tipo.

- 10.6 Hasta ahora no se ha descubierto ningún mecanismo de tipo operón en los eucariotes. Entonces, ¿cómo supone el lector que se realiza el control del genoma?

Un hecho que sugiere la existencia de mecanismos interruptores a gran escala es la tendencia del material génico activo a estar localizado en un área determinada del cromosoma, mientras que las regiones heterocromáticas no transcribibles se encuentran en otros sitios. Quizá esas regiones se comporten como unidades funcionales. Aunque todavía no se

descubre ningún mecanismo tipo operón en los eucariotes, los patrones de distribución de las diferentes clases de DNA dentro del genoma sugieren la existencia de una organización correspondiente en los sistemas de control. La enorme cantidad de DNA que no participa en la síntesis de proteínas y ni siquiera en la de RNA sugiere que buena parte del DNA del genoma interviene en el control de la expresión génica. En vista de que una parte considerable de ese DNA aparentemente no funcional está esparcido por todo el genoma, quizá los sistemas de control integren una red molecular intercomunicada análoga a las redes nerviosas de los invertebrados primitivos.

- 10.7 ¿Qué ventajas puede tener la existencia de genes partidos?

Los exones pueden representar subunidades de una enorme cadena polipeptídica. La existencia de varios exones separables dentro del gen ofrece la oportunidad de "mezclar y probar" subunidades para crear nuevos tipos de proteínas. Esa mezcla de subunidades no podría ocurrir fácilmente entre los procariones.

La prolongación del gen aumenta las posibilidades de recombinación entre genes diferentes. Por otra parte, es más probable que el punto de transferencia efectiva de material cromosómico de una unidad a otra sea una región no codificadora en vez de un exón. Esto reduce la posibilidad de dañar un producto proteínico como resultado de un intercambio de DNA.

Dado que la excisión de las regiones no codificadoras es parte del procesamiento de las copias premensajeras, la alteración de las secuencias de empalme puede permitir la síntesis simultánea de diferentes tipos de proteínas. Así, la célula puede experimentar con una nueva combinación de exones sin perder sus combinaciones previas.

En muchas de las proteínas globulares, el límite entre el exón y el intrón corresponde a un sitio de plegamiento proteínico. Esto genera una conexión funcional entre el material codificador y la subestructura del producto proteínico final. Esa duplicación de los dominios estructurales de las proteínas ocasionada por los límites entre los intrones y los exones del mRNA puede verse en algunas deshidrogenasas.

- 10.8 Describa dos posibles funciones de las histonas como activadores de genes durante la transcripción.

El estrecho enrollamiento del DNA alrededor de los núcleos histónicos del nucleosoma puede generar puntos de tensión vulnerables a los factores reguladores. Por otra parte, las histonas pueden modificar la estrechez de sus interacciones con el DNA y, de ese modo, hacer que algunos segmentos del DNA sean más accesibles a los factores que inician la transcripción.

10.9 ¿De qué manera se ha relacionado la mediación de la citosina con la iniciación de la transcripción?

En las regiones de transcripción se observa una marcada desmetilación. Se cree que los grupos metílicos influyen sobre la conformación del DNA y, por consiguiente, que los cambios en la metilación producen alteraciones correspondientes en la conformación del DNA, los cuales afectan la capacidad de los reguladores para fijarse al DNA.

10.10 La transformación de una célula normal en una célula cancerosa rebelde puede ser resultado de un solo fenómeno inductivo, pero también de dos o más sucesos independientes. Dado que la inducción, una vez ocurrida, parece alterar a la célula de una manera muy profunda e irreversible, puede concluirse que el proceso de inducción abarca toda la maquinaria genética. Si sólo hubiera un paso, cabría esperar que las probabilidades de que ese paso ocurriera aumentaran proporcionalmente con el tiempo. Entonces, si la probabilidad de cáncer debido a ese acontecimiento único fuera del 0.1% anual, transcurridos 10 años debería haber una frecuencia de 1% de cáncer en el grupo en estudio. Sin embargo, la frecuencia de la mayoría de los cánceres no exhibe este incremento paulatino con el tiempo. Más bien, la frecuencia de cáncer parece ser relativamente baja al principio de la vida y luego se eleva en forma

pronunciada con la edad: el modelo es exponencial, no lineal. Esto sugiere que el cáncer es, en realidad, el resultado de dos o más pasos (**hipótesis de los pasos múltiples** de la inducción del cáncer). Entonces, las probabilidades de contraer cáncer son iguales a la probabilidad de que suceda el primer paso, multiplicada por la probabilidad de que ocurra el segundo paso. La curva resultante de estos cálculos es muy plana en los primeros años de la vida, pero luego se eleva marcadamente al avanzar la edad, pues cada uno de los factores va en aumento con el tiempo. En la figura 10.2 se presentan las gráficas de los números de casos acumulativos diagnosticados, en función de la edad en años, del cáncer en la próstata y el retinoblastoma. ¿Qué sugieren estas curvas en cuanto a los mecanismos fundamentales respectivos de esas formas de cáncer?

Es difícil demostrar, mediante el uso exclusivo de estudios demográficos y estadísticas, que existe un número exacto de fenómenos causales; asimismo, las estadísticas tampoco explican la naturaleza de esos fenómenos. Sin embargo, la curva correspondiente al cáncer en la próstata representa una relación exponencial entre la edad y la frecuencia, lo cual sugiere que el proceso tiene varios pasos, quizá hasta cinco. Por el contrario, el número de personas con retinoblastoma, un cáncer del ojo, incrementa de modo proporcional con la edad; esto sugiere que un solo fenómeno precipita este tipo de cáncer en los

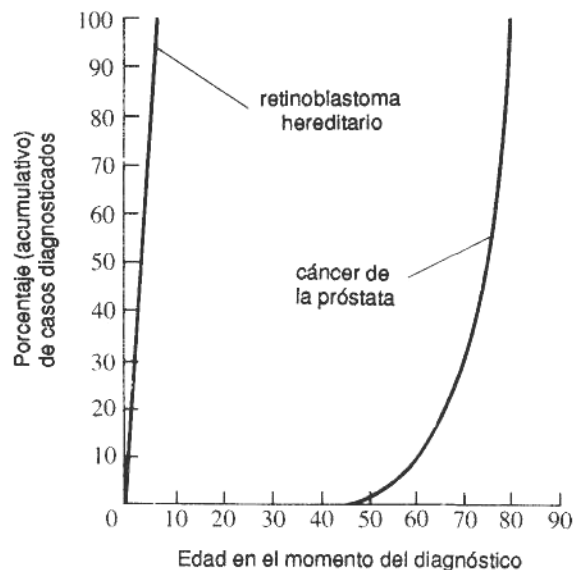


Fig. 10.2

individuos vulnerables. La tendencia a este tipo de cáncer es hereditaria; por tanto, puede suponerse que se trata de un fenómeno genético. (Las pruebas indican que las mutaciones recesivas en el cromosoma 13 están relacionadas con el retinoblastoma en los seres humanos; en 1986 se hicieron los primeros intentos por combatir esa enfermedad mediante sustitución directa de los genes dañados.)

- 10.11** En vista de nuestro escaso conocimiento acerca de la carcinogénesis, ¿qué medidas prácticas pueden tomarse a fin de reducir al mínimo la frecuencia del cáncer?

Por supuesto, la mayor prioridad es incrementar nuestro conocimiento acerca de la inducción del cáncer. Las investigaciones sobre los oncogenes y los protooncogenes son prometedoras en términos de la identificación de las secuelas de fenómenos asociados con la formación de cáncer. Probablemente, al aumentar ese conocimiento surja la posibilidad de bloquear los pasos clave de la tumorigénesis. Y quizá algún día la variedad de instrumentos moleculares con que contemos nos permita efectuar manipulaciones génicas precisas que detengan ese proceso.

Es bien sabido que las radiaciones y diversos mutágenos químicos se relacionan con la Inducción

de cáncer. Obviamente, la disminución de los contaminantes ambientales —por ejemplo gases de escape de automóviles, derivados del alquitrán y la hulla, compuestos de metales pesados y desechos radiactivos— podría reducir la frecuencia del cáncer. Por tanto, es necesario balancear las ventajas ofrecidas por los procesos industriales que arrojan esos contaminantes al ambiente, respecto al riesgo que representan para la salud. Si se quiere que las decisiones sean responsables y razonables, será necesario disponer de información objetiva y detallada.

Otra alternativa práctica sería el desarrollo de "antídotos" contra los mutágenos ambientales. Esto podría ser en forma de agentes que precipiten, alteren o neutralicen las sustancias peligrosas. Los carcinógenos ingeridos pueden ser neutralizados por compuestos que reaccionen al nivel celular. Ya se han prescrito antioxidantes para evitar el daño ocasionado por los peróxidos. Asimismo, los agentes quelantes, que segregan los metales pesados, también pueden servir como modelos de reducción de riesgos. Por otra parte, también pueden ocurrir cambios en la población en lo referente a la vulnerabilidad al cáncer; sin embargo, por el momento todavía no se comprenden los mecanismos de ese fenómeno y, por tanto, no existe la posibilidad de inducir experimentalmente tales cambios.

Problemas complementarios

- 10.12** El número de genes de los seres humanos equivale aproximadamente a _____ número presente en las bacterias, a) 1000 veces el. b) 10 veces el. c) el mismo, d) 1/10 del. e) 1/100 del.
- 10.13** El operador de un operón se mantiene en la posición "apagado" gracias a una pequeña proteína de nominada a) promotor, b) modulador, c) represor, d) histona. e) globina.
- 10.14** Cuando un represor se adhiere al sitio operador, bloquea al a) promotor. b) AMP cíclico, c) mRNA. d) recón. e) regulador.
- 10.15** El sitio de fijación de la polimerasa del RNA sobre el molde de DNA se llama a) cistrón. b) regulador, c) operador, d) promotor, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 10.16** Todos los genes estructurales del operón son transcritos a una sola y larga copia de mRNA. a) Verdadero, b) Falso.
- 10.17** Normalmente, en los operones reprimibles se produce un represor inactivo que es activado por el pro-
- ducto metabólico (correpresor) de la reacción controlada por las enzimas del operón. a) Verdadero, b) Falso.
- 10.18** La lactosa es un correpresor del operón *lac*. a) Verdadero, b) Falso.
- 10.19** Un mutón puede estar formado hasta por 100 cistrones. a) Verdadero, b) Falso.
- 10.20** Los genes transcritibles se localizan dentro de la región eucromática del cromosoma. a) Verdadero, b) Falso.
- 10.21** Las enzimas necesarias para las funciones nucleares se sintetizan efectivamente en el citoplasma de los eucariotes. a) Verdadero, b) Falso.
- 10.22** La única manera de que se forme un protooncogén es introduciéndolo en una célula eucariótica mediante un retrovirus. a) Verdadero, b) Falso.

- 10.23 Peyton Rous fue el primero en demostrar, en 1910, la relación que hay entre los virus y la inducción de cáncer.
a) Verdadero, b) Falso.

En los problemas 10.24 a 10.28, relacione cada renglón de la columna A con uno de la columna B.

A		B	
10.24	Síntesis y almacenamiento de rRNA	a)	CAP
10.25	Control positivo del promotor	b)	Plasmidios
10.26	DNA extracromosómico	c)	Nucléolo
10.27	Virus templados	d)	Transcripción
10.28	Dirección 3' → 5' en el molde de DNA	e)	Profago

Respuestas

10.12	b)	10.17	a)	10.21	a)	10.25	a)
10.13	c)	10.18	b)	10.22	b)	10.26	b)
10.14	a)	10.19	b)	10.23	a)	10.27	e)
10.15	d)	10.20	a)	10.24	c)	10.28	d)

En todas las formas pluricelulares avanzadas, el desarrollo (ontogénesis) consiste en un programa de:

1. División o crecimiento celular
2. Especialización de las células para formar tejidos bien diferenciados
3. Integración del individuo adulto con su forma característica y sus sistemas orgánicos funcionales o sus partes vegetales correspondientes

Estos procesos tan complejos son coordinados por la minúscula cantidad de DNA presente en el núcleo de la célula en desarrollo. Las proteínas sintetizadas por las células en desarrollo bajo la dirección del DNA son los elementos estructurales básicos y herramientas enzimáticas necesarios para dar forma al organismo adulto. La reserva de DNA que tienen en común todas las células del organismo en desarrollo garantiza la coordinación y la unidad de los patrones de desarrollo.

11.1 DESARROLLO ANIMAL

FECUNDACIÓN

Por lo general, la vida de los animales pluricelulares empieza con la unión de dos **heterogametos: el espermatozoide y el óvulo**. La célula que resulta de esa fusión se llama óvulo fecundado o **cigoto**. La fecundación es un proceso complejo que consiste en la penetración de las cubiertas protectoras del óvulo por el espermatozoide móvil, la introducción del núcleo espermático en el citoplasma ovular y, por último, la fusión de los dos **pronúcleos** (el núcleo de cada gameto recibe el nombre de **pronúcleo** antes de la fusión) para la formación de un solo núcleo diploide.

La mayor parte de lo que se sabe acerca de la fecundación se debe a estudios detallados de ese proceso en los óvulos del erizo de mar. No obstante, existe

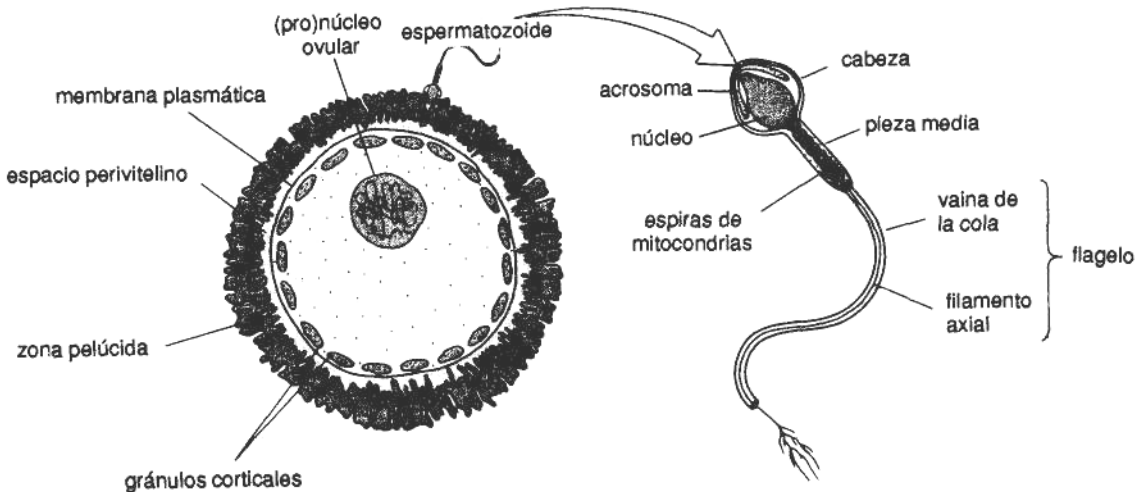


Fig. 11.1 Fecundación

muchísima información escrita acerca de la fecundación en los mamíferos, muchos de cuyos aspectos tienen relevancia práctica en lo referente a problemas de anticoncepción, fecundación in vitro, etc. Por lo que se refiere a los pasos generales de la fecundación, existen sorprendentes paralelismos entre lo que de tiempo atrás se sabe acerca de la unión de los gametos del erizo de mar y la fecundación de los mamíferos; las diferencias se observan más bien en los detalles específicos.

El óvulo de los mamíferos (Fig. 11.1) está rodeado por una gruesa cubierta extracelular llamada **zona pelúcida**. El primer paso de la fecundación es la **adherencia** laxa del espermatozoide a la superficie de la zona pelúcida. A esto sigue la **fijación** del espermatozoide a la zona pelúcida. La fijación es muy específica entre las clases de óvulos y espermatozoides y es extremadamente fuerte en comparación con la fase de adherencia laxa. En la zona pelúcida hay receptores especiales para la fijación de los espermatozoides, mientras que la membrana plasmática del espermatozoide posee proteínas específicas para la fijación al óvulo. El número de espermatozoides que se adhieren al óvulo puede ser de varios miles, pero sólo poco más de un millar alcanza la fase de fijación íntima. Ya se logró aislar el receptor espermático especial de la zona pelúcida del ratón y se descubrió que es una glicoproteína con peso molecular de 83 000 daltons. Según parece, las señales de identificación contenidas por la glicoproteína se relacionan con pequeños carbohidratos conocidos como **oligosacáridos**. Del mismo modo, se cree que ciertos carbohidratos pequeños promueven la fijación del óvulo y los espermatozoides del erizo de mar.

Posteriormente, el espermatozoide fijo inicia la **reacción acrosómica**, la cual es una preparación para la fusión del espermatozoide con el óvulo en sí. La membrana externa de la estructura acrosómica de doble capa se une a la membrana plasmática espermática, fusionándose con ella en muchos sitios de la periferia de la cabeza del espermatozoide. Esto se relaciona con: 1) la formación de pequeñas vesículas que llegan a la superficie del espermatozoide y 2) la exposición de la membrana acrosómica interna.

La reacción acrosómica secreta enzimas hidrolíticas que ayudan al espermatozoide a cruzar la zona pelúcida hasta llegar al óvulo. Durante su trayecto a través de esa zona, el espermatozoide labra un estrechísimo agujero, lo cual sugiere que hay una reacción rápida y específica en el extremo anterior de éste. Dicha reacción es catalizada por una enzima llamada **acrosina**.

Después de haber atravesado la zona pelúcida, el espermatozoide llega al **espacio perivitelino**, el cual separa al óvulo de la zona pelúcida. Uno de los espermatozoides se **fusiona** con el óvulo al unir su membrana acrosómica posterior con la membrana plasmática del óvulo. Después del ingreso del espermatozoide, ocurre

un bloqueo inmediato para evitar la **polispermia** (fecundación de un óvulo por más de un espermatozoide); es probable que ese bloqueo se realice mediante cambios en el potencial eléctrico de la membrana ovular.

La entrada del espermatozoide activa al óvulo y su núcleo. Se completa la meiosis (Cap. 8) y se reúnen los pronúcleos del espermatozoide y del óvulo. En forma simultánea, los gránulos corticales de la periferia del citoplasma ovular se fusionan con la membrana plasmática sobreyacente, liberando en el espacio perivitelino varias enzimas. Dichas enzimas rigidizan la zona pelúcida y ocasionan la pérdida de la capacidad que tiene ésta para fijar espermatozoides. La zona rígida constituye una perdurable barrera contra la polispermia aunque los cambios en la zona pelúcida de los mamíferos son más modestos que los observados en el erizo de mar, en el cual se forma una membrana de fecundación visible alrededor de la membrana plasmática del óvulo que aleja físicamente el resto de los espermatozoides.

PATRONES DE SEGMENTACIÓN Y MORFOGÉNESIS

Después de la fecundación, la célula cigótica da comienzo a su odisea predestinada hacia la condición adulta, con una serie controlada de divisiones. Las primeras divisiones celulares reciben el nombre de **segmentación**. En la actualidad, se sabe que la segmentación empieza sólo después de que el óvulo es estimulado para iniciar su división.

EJEMPLO 1 Por lo común, la entrada del espermatozoide sirve como estímulo para activar al óvulo e iniciar el proceso formal de **embriogénesis**. Sin embargo, en el caso de muchos insectos también el óvulo **no fecundado** puede empezar sus divisiones de segmentación para producir un macho. En los erizos de mar es posible inducir experimentalmente la división del óvulo no fecundado; por ejemplo, colocándolo en soluciones salinas hipertónicas. Las descargas eléctricas leves estimulan el comienzo de las divisiones en el óvulo de los anfibios.

En los huevos con una cantidad relativamente escasa de vitelo (yema), el cual se encuentra distribuido de modo uniforme, los patrones iniciales de división son mucho menos complejos que en los huevos con una gran cantidad de vitelo. A menudo se recurre al óvulo de la estrella de mar como un modelo sencillo de las fases ontogénicas que, con cierta modificación, se presentan en todos los organismos pluricelulares (Fig. 11.2). En la estrella de mar, las dos primeras divisiones ocurren en planos verticales (Figs. 11.2a y b) y van seguidas por una división horizontal (Fig. 11.2c). Las divisiones subsiguientes producen un racimo de células llamado **mórula** (Fig. 11.2cr). Poco después ocurre la fase de **blástula**

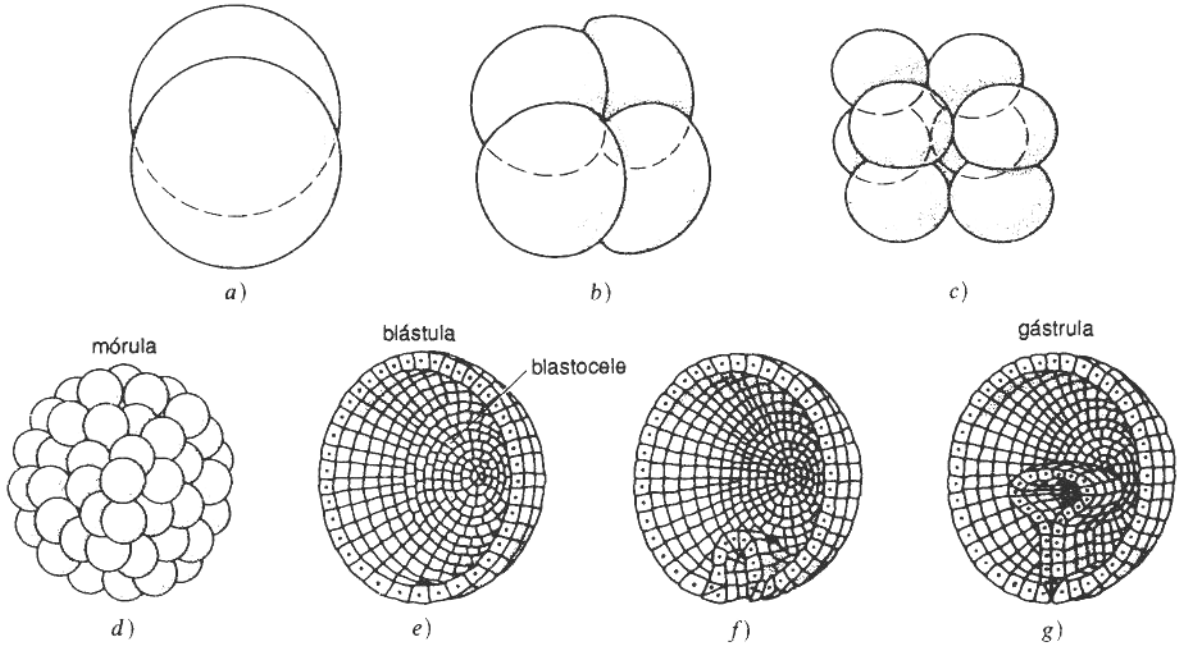


Fig. 11.2 Desarrollo de las estrellas de mar

(Fig. 11.2e), en la que una delgada capa de células delimita a una cavidad central o **blastocele**.

En la siguiente etapa, una serie de migraciones y reordenamientos celulares transforma la blástula esférica en un cáliz con dos capas, la gástrula (Figs. 11.2f y g). Dicha gástrula se forma por invaginación (introducción) de las células de la blástula en un punto determinado hasta que llegan al lado opuesto, formando de esa manera un tubo hueco que va de un extremo al otro del embrión. La capa externa de la gástrula se convierte en el **ectodermo**, del cual se derivarán posteriormente la piel y el tejido nervioso. La capa interna de células (las que constituyen el tubo hueco) se convertirán en el **endodermo**, que producirá el recubrimiento interno del aparato digestivo y una variedad de estructuras secundarias de dicho aparato, las cuales se forman como evaginaciones del intestino primario. La nueva cavidad delimitada por el endodermo se llama **arquenterón** o intestino primitivo. El orificio inicial del arquenterón, es decir, el sitio original de invaginación, se denomina **blastoporo**. Poco después se formará un orificio en el polo opuesto al blastoporo, de modo que el arquenterón estará abierto por ambos lados. En las estrellas de mar, en otros equinodermos (criaturas con piel espinosa) y en los vertebrados, el blastoporo se convierte en el ano, y del orificio opuesto se forma la boca. En los demás animales pluricelulares, el blastoporo se convierte en la boca.

En forma simultánea o poco después de los complejos movimientos de la gastrulación, dos evaginaciones

del endodermo penetran en el blastocele y dan origen a una tercera capa de células, la cual se establece entre el endodermo y el ectodermo y se llama **mesodermo**. Por tanto, la gastrulación tiene por resultado la formación de una estructura embrionaria de tres capas, con un eje longitudinal establecido y un esbozo general de las características más burdas del adulto. En poco tiempo, de cada una de las **tres capas germinales primarias** (ectodermo, endodermo y mesodermo) se derivarán diversas estructuras diferenciadas.

En el caso de la rana y la mayoría de los anfibios, el desarrollo embrionario se complica por el hecho de que el huevo contiene una cantidad apreciable de material vitelino, el cual limita las divisiones. Los huevos que tienen una pequeña cantidad de vitelo uniformemente distribuido, como los de las estrellas de mar, se llaman **isolécticos** (del griego *isos*, que significa "igual" y *lekithos*, "yema"). Los anfibios, que poseen una cantidad considerable de vitelo distribuido de modo no uniforme, producen huevos denominados moderadamente **telolécticos** (del griego *telos*, que significa "consumado, completo"). En los huevos de las aves, que son extremadamente telolécticos, la masa vitelina es tan grande que la embriogénesis se realiza exclusivamente en un pequeño disco del citoplasma, situado en uno de los extremos de la célula ovular original.

En organismos moderadamente telolécticos como las ranas, el óvulo no fecundado se caracteriza por tener un grado considerable de diferenciación. El hemisferio

superior, llamado **animal**, está muy pigmentado, pero el **hemisferio vegetal** inferior es mucho más denso y rico en vitelo. Poco después de la fusión con el espermatozoide, los huevos se orientan de modo que el polo animal queda hacia arriba. La meiosis, que había quedado suspendida en la metafase II, es activada por el ingreso del espermatozoide y se reanuda hasta completarse. Luego ocurre la **singamia** (unión de los núcleos) y la primera división de segmentación habrá terminado dos a tres horas después de la fecundación.

Las primeras divisiones de la segmentación son completas, pero las células del hemisferio vegetal se dividen con un ritmo más lento. Por tanto, el número de células será mayor en el hemisferio animal. Las células de este hemisferio, que son más pequeñas que las del hemisferio vegetal, se denominan **micrómeros**. La fase de blástula va acompañada por la aparición de cilios en el embrión en desarrollo, de modo que éste puede girar sobre sí mismo dentro del **espacio perivitelino**. El embrión está rodeado por la membrana vitelina; esta misma membrana, en una fase previa, se desprendió del óvulo para convertirse en la **membrana de fecundación**, una eficaz barrera para evitar la adherencia de otros espermatozoides.

La gastrulación (formación del intestino) de la rana es igual que la de todos los animales pluricelulares superiores: se forma un organismo tritubular alargado a partir de una esfera con dos capas de células. Durante ese proceso (Fig. 11.3), el importantísimo aparato digestivo surge como la cavidad del tubo más interno, el endodermo. En el primer paso se forma una muesca en la superficie de una región llamada **media luna gris**. Las células migran hacia adentro, penetrando por esa primera depresión en forma de hendidura llamada **labio dorsal**. La cavidad del **arquenterón** se conforma mediante una serie de complicados movimientos y migraciones celulares. Las primeras células que penetran más allá del labio dorsal, llegando al interior para constituir el techo del arquenterón, dan origen al **cordamesodermo**. De esas mismas células se derivará la notocorda durante la fase de néurula.

Poco más tarde, el labio dorsal se pliega hacia abajo en ambos lados, formando labios laterales; en última instancia, esas hendiduras laterales vuelven a doblarse en su región inferior y se encuentran para formar el labio ventral, cerrando de ese modo el círculo e integrando el blastoporo completo del arquenterón en continuo crecimiento. Un nutrido grupo de células llenas de vitelo

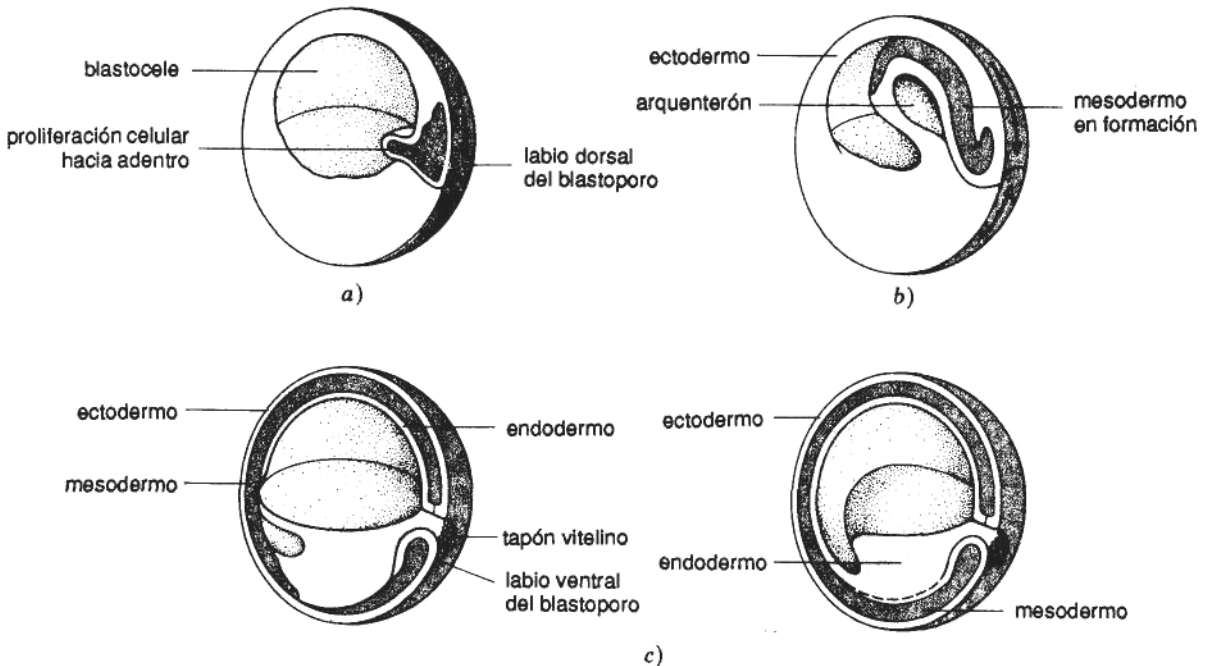


Fig. 11.3 Desarrollo en los anfibios

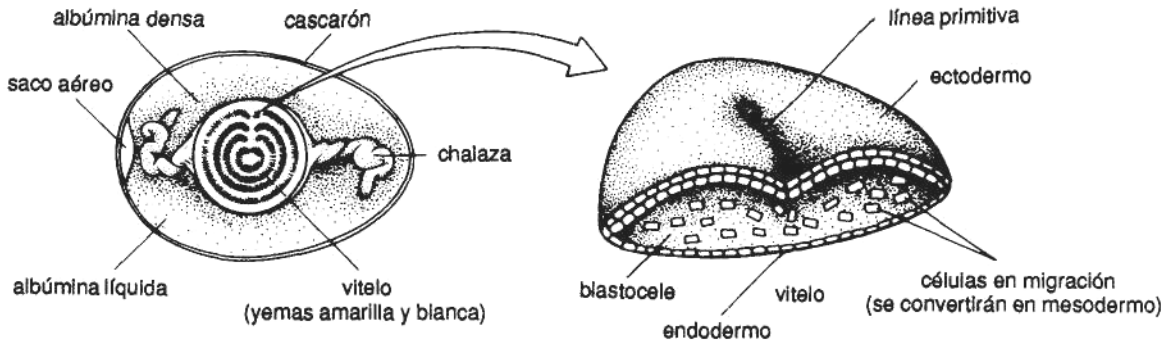


Fig. 11.4 Desarrollo en las aves

asoma a través del blastoporo para formar un **tapón vitelino**.

Del cordamesodermo se derivan la notocorda y el mesodermo. Las células originales del hemisferio vegetal se desplazan hacia el interior del embrión y se convierten en la capa endodérmica. El arquenterón formará el aparato digestivo y dará origen a un tubo interno completo de endodermo. El mesodermo se desarrolla entre ese tubo endodérmico y el ectodermo, que es el tubo más externo,

formado por las células del hemisferio animal que jamás emigraron hacia adentro.

En los pollos (y otras aves), el huevo está formado principalmente por el vitelo y, en uno de sus lados, por una delgada región de citoplasma y un núcleo. La fecundación ocurre dentro del oviducto y la albúmina y el cascarón son secretados como cubiertas auxiliares por glándulas especiales de ese conducto mientras el huevo va descendiendo por él. Las etapas de blástula y gástrula

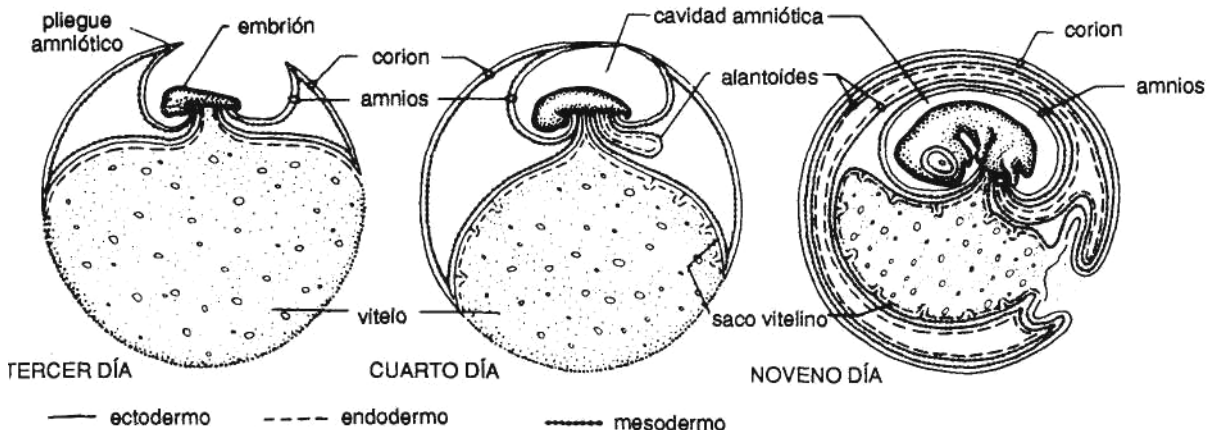


Fig. 11.5 Membranas extraembrionarias

ocurren mientras el huevo aún está en el oviducto. El **blastodisco** (Fig. 11.4), capa de células derivadas del núcleo y del citoplasma del óvulo fecundado, se deslaminan (es decir, se divide en láminas) para formar un disco de dos capas alrededor del blastocele. La capa inferior está integrada en su mayor parte por células ricas en vitelo y se denomina **hipoblasto**. Las células más pequeñas de la capa superior constituyen el **epiblasto**. A lo largo de la línea media del epiblasto se forma una larga depresión llamada **línea primitiva**. Las células del epiblasto migran hacia abajo, a lo largo de esa línea, para generar el mesodermo y contribuir a la formación del endodermo junto con las células del hipoblasto. El hipoblasto también formará el **saco vitelino**, compartimiento extraembrionario que contiene sustancias nutritivas.

MEMBRANAS EXTRAEMBRIONARIAS

Las membranas extraembrionarias son prolongaciones membranosas de los tejidos del embrión. En esencia, se trata de pliegues que crecen alrededor del embrión y lo encierran para crear cuatro sacos que lo auxilian. Cada una de las membranas está formada por células provenientes de dos capas germinales primarias diferentes (Fig. 11.5).

Dos de esas membranas se forman como resultado del plegamiento y la posterior fusión de una membrana sobre el embrión. La membrana interna (el **amnios**) delimita a la **cavidad amniótica**, mientras que la membrana externa, más amplia, recibe el nombre de **corion**. A partir del extremo anterior del intestino y en forma de una prolongación de ese tubo, surge una membrana que envuelve la masa de vitelo y se llama **saco vitelino**. Una evaginación de la región posterior del intestino forma el **alantoides**, saco que participa en las funciones excretorias y respiratorias del huevo encerrado por sus cubiertas.

En los reptiles y las aves, esos cuatro sacos membranosos son prominentes durante toda la ontogénesis. En los mamíferos, el corion participa en la formación de la **placenta**, la masa esponjosa de tejidos materno y fetal que satisface las necesidades básicas del feto. El saco vitelino y el alantoides pasan a formar parte de estructuras relacionadas con la placenta; por ejemplo, el cordón umbilical.

CAPAS GERMINALES PRIMARIAS Y ORGANOGÉNESIS

El aspecto más significativo de la diferenciación en las primeras etapas de la embriogénesis es la formación de tres capas germinales primarias. Todo el desarrollo subsecuente se basa en la creación de esas tres "pieles" o capas celulares.

Del ectodermo, la cubierta más externa del embrión, se derivan la capa externa de la piel, el pelo, las uñas y las células secretorias de las glándulas sudoríparas. Por otra parte, a partir del tubo nervioso inducido por la notocorda, el ectodermo también da origen a todo el sistema nervioso: encéfalo, médula espinal y nervios periféricos, así como a los receptores terminales especializados de los órganos de los sentidos. Asimismo, del ectodermo se derivan una parte del recubrimiento de la boca y del ano y el esmalte de los dientes.

El endodermo aporta el recubrimientos del aparato digestivo y de los principales conductos respiratorios, la mayor parte de las células del hígado y el páncreas, el recubrimiento de la vejiga urinaria, la capa interna de la uretra y las glándulas tiroideas y paratiroides.

El mesodermo es la tercera capa germinal en orden de formación, pero de ella se deriva (Fig. 11.6) la mayor parte del material vivo del organismo. Tienen origen mesodérmico todos los músculos, los tejidos conectivos sólidos (hueso, cartílago y fibras), la sangre, los vasos sanguíneos y los delgados mesentenos que conectan la

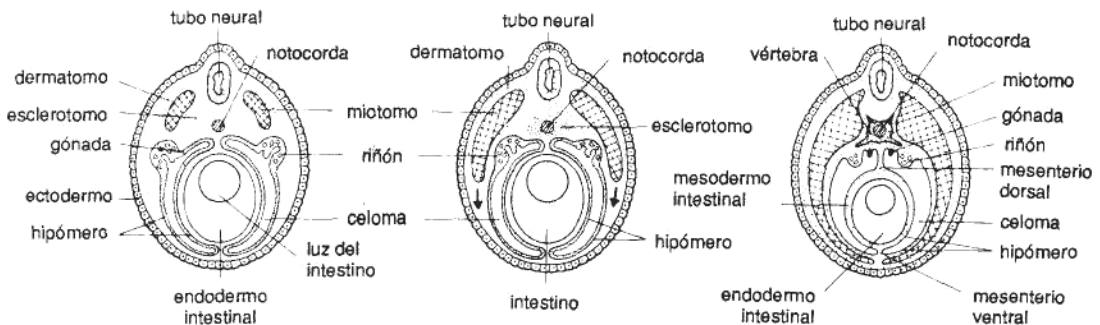


Fig. 11.6 Formación de órganos

mayoría de los órganos viscerales con la pared del cuerpo. La dermis, el principal estrato funcional de la piel, también se deriva del mesodermo; lo mismo cabe decir de los riñones y los órganos reproductores. La segmentación característica de muchos grupos de animales pluricelulares se debe a la división del tejido mesodérmico, muy al principio del desarrollo, en una secuencia de bloques repetitivos. Debido a esta segmentación previa de las estructuras mesodérmicas precursoras, algunas estructuras más avanzadas, como las vértebras y los principales sistemas musculares del cuerpo, están dispuestas a modo de **somitas**, es decir, unidades regulares que se repiten de adelante hacia atrás.

Los órganos y los sistemas orgánicos de las formas pluricelulares tienen su origen, mediante un proceso de diferenciación cada vez más pronunciada, en las células indiferenciadas de las capas germinales primarias. Esta forma de desarrollo se conoce como **epigénesis**. Es un concepto opuesto al antiguo concepto de la **preformación**, según el cual había dentro del huevo un adulto diminuto que sólo necesitaba crecer para convertirse en el adulto que conocemos.

EJEMPLO 2 El primer órgano que se forma en los vertebrados es el **tubo neural**, derivado de la porción del ectodermo situada encima de la notocorda. En primer lugar, la notocorda induce un engrasamiento de la capa ectodérmica situada encima de ella y denominada **placa neural**. Poco después, se vuelve visible una región muescada que corre a lo largo de la línea media de la placa y que recibe el nombre de **surco neural**. Esa depresión se forma por elevación de dos bordes que flanquean al surco por los lados, los **pliegues neurales**. El ápice de los pliegues neurales se denomina **cresta neural**, región que más adelante formará grupos de neuronas situadas por afuera del tubo neural central. En última instancia, los pliegues neurales se fusionan para integrar el tubo. Ahora, conforme el tubo se hunde bajo la superficie, lo van envolviendo las células del mesodermo y el ectodermo. Esas células circundantes formarán más tarde la columna vertebral y el cráneo, estructuras que dan soporte y protección al delicado tubo neural, del que se derivarán el encéfalo y la médula espinal.

La formación de una estructura favorece el desarrollo de otra. Este patrón de diferenciación cada vez mayor se observa en el desarrollo de diversos órganos presentes en el extremo anterior del organismo.

EJEMPLO 3 La porción anterior del tubo neural produce tres abultamientos bien definidos de los que se derivan las tres regiones del encéfalo adulto: el **encéfalo anterior**, el **encéfalo medio** y el **encéfalo posterior**, más largo. Conforme el encéfalo empieza a formarse, comienzan a aparecer en el embrión dos abultamientos vesiculares justo por detrás del encéfalo anterior. Se trata de las vesículas ópticas. Una estructura parcialmente invaginada y con forma de cáliz, situada en el extremo de dichas vesículas, acabará por

convertirse en la retina del ojo. Sin embargo, antes de que esto ocurra la vesícula óptica llegará a la superficie inferior del ectodermo, donde inducirá la formación del cristalino y la córnea. Entonces, una secuencia ordenada de fenómenos acaba por producir las estructuras definitivas a partir de protuberancias estimuladoras previas.

11.2 DESARROLLO HUMANO

La fecundación del óvulo humano ocurre en el oviducto de la mujer. Las primeras divisiones son lentas y producen blastómeros de iguales dimensiones. Esos blastómeros pueden separarse para formar embriones múltiples. Unos cinco días después de la fecundación, el cigoto llega a una fase de blástula denominada **blastocisto**. El blastocisto está formado por una capa celular esférica externa denominada **trofoblasto** y por una masa celular esférica interna que pende del trofoblasto por uno de sus extremos. De la masa celular interna se formará el embrión, mientras que del trofoblasto se derivarán el corion y la porción fetal de la esponjosa **placenta**, la estructura dentro de la cual ocurrirán los intercambios de gases y líquidos entre la madre y el hijo.

Cerca del séptimo día, el trofoblasto se hunde de motu propio en el recubrimiento interno del útero (el **endometrio**), después de lo cual se forma una red de prolongaciones que parten del feto y se entrelazan con el útero. Este fenómeno se llama **implantación**. Poco después de la implantación se forman las membranas extraembrionarias.

El saco vitelino no rodea el material vitelino, ya que el óvulo de los mamíferos suele ser muy pequeño y posee relativamente poco vitelo. Esto concuerda con un mecanismo de desarrollo interno en el que la madre se encargará de la nutrición. Más bien, el saco vitelino se convierte en el depósito de los futuros **gametos** del embrión. El alantoides da lugar al **primordio** (precursor) de la vejiga urinaria y al cordón umbilical, estructura que conecta al embrión con la placenta. Las **vellosidades coriónicas** representan la porción embrionaria de la placenta, mientras que el amnios se convierte en una cámara llena de líquido en el cual flota y está protegido el embrión. Por otra parte, el corion sintetiza una hormona, la gonadotropina coriónica humana (HGC, del inglés *human chorionic gonadotropin*), que estimula a las glándulas de la madre para que produzcan las hormonas que mantienen el embarazo. Esas hormonas son el estradiol y la progesterona. A partir del segundo trimestre del embarazo, la producción de hormonas queda a cargo de la placenta.

El embarazo o **gestación** se divide en tres etapas. Durante el primer trimestre se forman los principales sistemas de órganos. Al final de la segunda semana de

gestación, el mesodermo ya está formado y puede verse claramente su división en somitas. Al término de la tercera semana ya están completos el corazón y el tubo neural. Después de dos meses, el embrión comienza a tener aspecto humano y empieza a recibir el nombre de **feto**.

Durante el segundo trimestre, los movimientos y las acciones reflejas son muy pronunciados y ocurren algunos perfeccionamientos de los órganos. Aparece una cubierta temporal de pelo llamado **lanugo**.

Los principales fenómenos que acontecen durante el tercer trimestre son aumentos en masa y en dimensiones corporales. La emigración y la elongación de las prolongaciones nerviosas continúa hasta el momento del **parto** (nacimiento o alumbramiento). Casi al final del tercer trimestre, se suspende toda división de las células nerviosas. Las fibras musculares también dejan de multiplicarse poco después del nacimiento. El parto ocurre unos 270 días después del inicio de la gestación.

11.3 DE.º ARROLLO DE LAS PLANTAS

Recuérdese (Cap. 8) que en las plantas hay dos formas de vida se alternan durante el ciclo de vida: una generación gametofítica haploide y una generación esporofítica diploide.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO DE LAS ALGAS

En las formas algáceas, la generación gametofítica es la más prominente. Incluso, en muchas de las algas verdes no hay esporofita y no se observa alternancia de generaciones.

EJEMPLO 4 Durante casi todo su ciclo de vida, el alga filamentosa *Spirogyra* existe en forma de un conjunto longitudinal de células haploides unidas entre sí. Durante la fase reproductiva, los filamentos adyacentes se colocan unos al lado de otros, se forman puentes de conjugación de modo uniforme entre las células vecinas y el contenido celular (**protoplasto**) de las células de un filamento emigra a través de los puentes para fusionarse con el protoplasto de las células del filamento receptor. Los cigotos así formados son los únicos representantes de la fase diploide esporofítica, ya que, poco después de su formación, los tabiques celulares se degradan y los cigotos enquistados, ahora denominados **cigosporas**, se hunden hasta el fondo de la laguna o el arroyo y sufren meiosis para generar un nuevo gametofito haploide. De cada célula haploide puede llegar a formarse (por mitosis) un nuevo filamento. Es muy interesante que en este proceso meiótico sólo se produzca una célula funcional. El fenómeno se parece al proceso meiótico de la ovogonia de los animales pluricelulares, en los que se producen un solo óvulo y varios cuerpos polares.

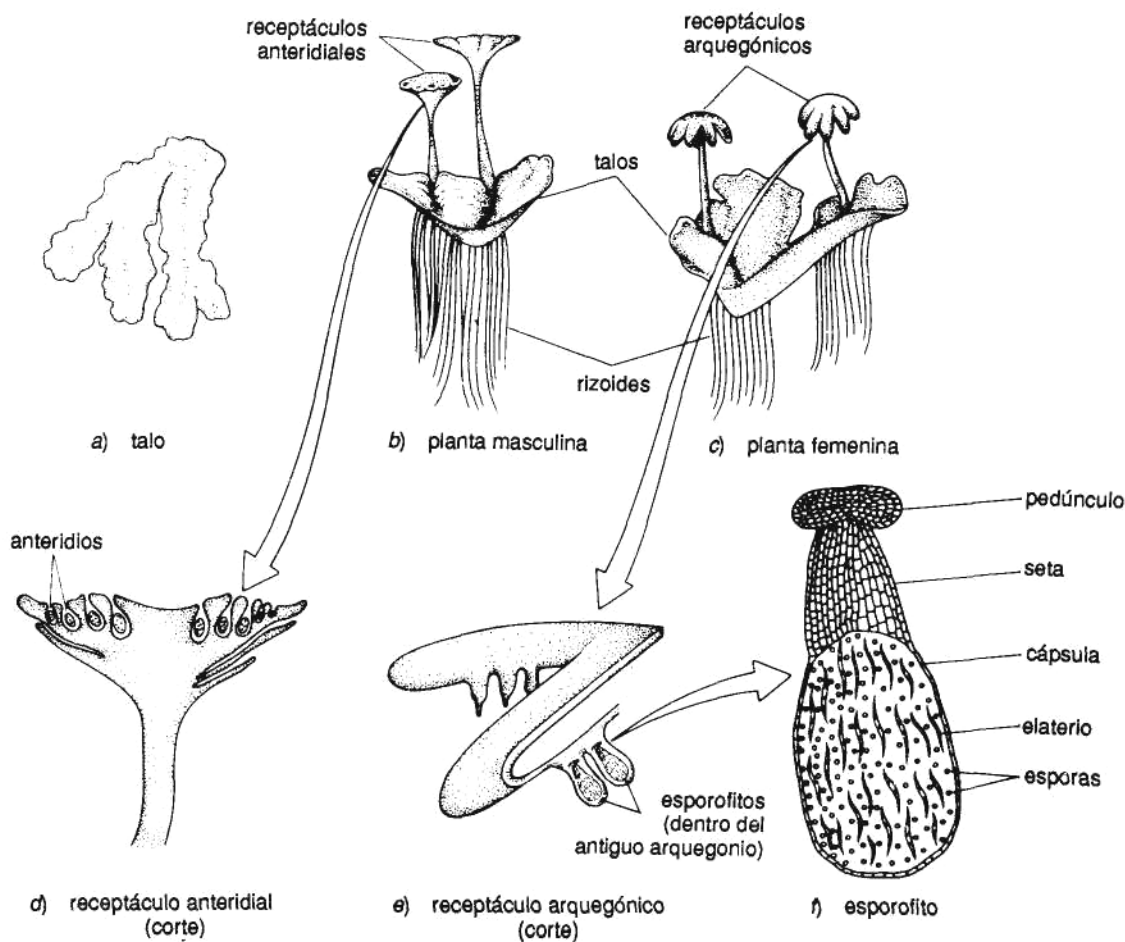
REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO EN LAS BRIOFITAS

Las briofitas son plantas no vasculares; a este grupo pertenecen las hepáticas, los musgos y los ceratófilos. Aunque se trata de plantas terrestres, no son completamente independientes de los medios acuáticos. En todos los casos predomina la generación gametofítica. Por lo común, el esporofito está unido al gametofito y depende de él. Para poder reproducirse, las briofitas necesitan una película de humedad debido a que sus espermatozoides son móviles y deben nadar hacia los **óvulos** del gametofito.

Las briofitas son plantas mucho más avanzadas que las algas y pertenecen a un grupo (división) llamado **Embryophyta**, al cual pertenecen otras formas aún más evolucionadas, como los helechos y las plantas con semilla. Entre las características de las embriofitas, cabe citar la presencia de órganos sexuales pluricelulares que encierran a los gametos y los protegen contra las vicisitudes del inhóspito medio terrestre. En las briofitas, los espermatozoides se forman dentro de los **anteridios**, mientras que los óvulos se encuentran en el interior de los **arquegonios**. Los espermatozoides móviles nadan hacia un estrecho orificio del arquegonio, donde ocurre la fecundación. El cigoto se desarrolla dentro del receptáculo arquegónico y el esporofito permanece unido a los tejidos del gametofito del que se derivó. Un **pedúnculo** basal del esporofito se ancla en los tejidos del gametofito y extrae de ellos los nutrientes necesarios; por otra parte, un tallo se prolonga desde el pedúnculo hasta una cápsula en cuyo interior se formarán las esporas haploides.

EJEMPLO 5 *Marchantia*, una briofita representativa (Rg. 11.7), es una hepática con un gametofito muy prominente y un esporofito que lleva existencia parasítica dentro del arquegonio. El gametofito es una estructura larga y bastante resistente con el aspecto de una hoja segmentada. Los sexos están separados (**dioicos**). Los óvulos se forman dentro de arquegonios en forma de botella, situados en la superficie inferior de los **receptáculos arquegónicos**. Los espermatozoides se producen dentro de anteridios ubicados encima de los **receptáculos anteridiales** del gametofito masculino. Los espermatozoides liberados dentro de los anteridios nadan en las películas de agua hasta llegar a los óvulos de los arquegonios. Unas células especiales llamadas **yemas** se forman dentro de estructuras en forma de cáliz presentes en la superficie del **talo**, la porción plana más extensa del gametofito. Estas yemas son células asexuales, capaces de producir nuevos talos durante la fragmentación del talo original.

Dentro del arquegonio, un óvulo fecundado se convierte en un esporofito. El **pedúnculo** permanece fijo a las células del arquegonio y la **seta** se prolonga convirtiéndose en un tallo en cuyo extremo distal está la **cápsula**. Dentro de la cápsula, las células esporógenas (formadoras de esporas) sufren meiosis para formar una tetra de esporas haploides. En el punto de unión, la seta se alarga y, de ese modo, la cápsula es empujada hacia el medio aéreo. La desecación irregular de la cubierta capsular provoca una rotura, después de la cual las esporas son dispersadas por los movimientos

Fig. 11.7 *Marchantia*

de retorcimiento de los **elaterios**. Al desarrollarse, las esporas forman nuevos gametofitos.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO EN LOS HELECHOS

En el helecho (Fig. 11.8), la fase predominante es la generación esporofítica. El gametofito existe solamente como un **protalo** muy delgado y en forma de corazón, difícilmente visible, el cual presenta una muesca en su extremo más ancho. Los helechos son monoicos (ambos sexos están en una sola planta); los arquegonios se forman en la muesca y los anteridios un poco más atrás, entre los **rizoides**, filamentos delgados que mantienen al gametofito anclado al sustrato. No hay formación de

cálices con yemas ni de estructuras asexuales equivalentes a ellas.

Los espermatozoides liberados dentro de los anteridios deben nadar hacia los óvulos, situados dentro de los arquegonios. El óvulo fecundado se desarrolla para convertirse en un esporofito que, como en *Marchantia*, en un principio es parásito de los tejidos del arquegonio. Sin embargo, poco después, desarrolla una raíz verdadera que penetra en el suelo a mayor profundidad que los rizoides de la planta progenitura, se forman tallos y hojas que sombrean el gametofito y, de ese modo, comienza la vida del esporofito adulto.

En el envés de casi todas las hojas de los helechos (o bien, en **esporofilas** modificadas), las células esporogénicas diptoides sufren meiosis para producir tetradas de esporas dispuestas dentro de **esporangios** (sacos con

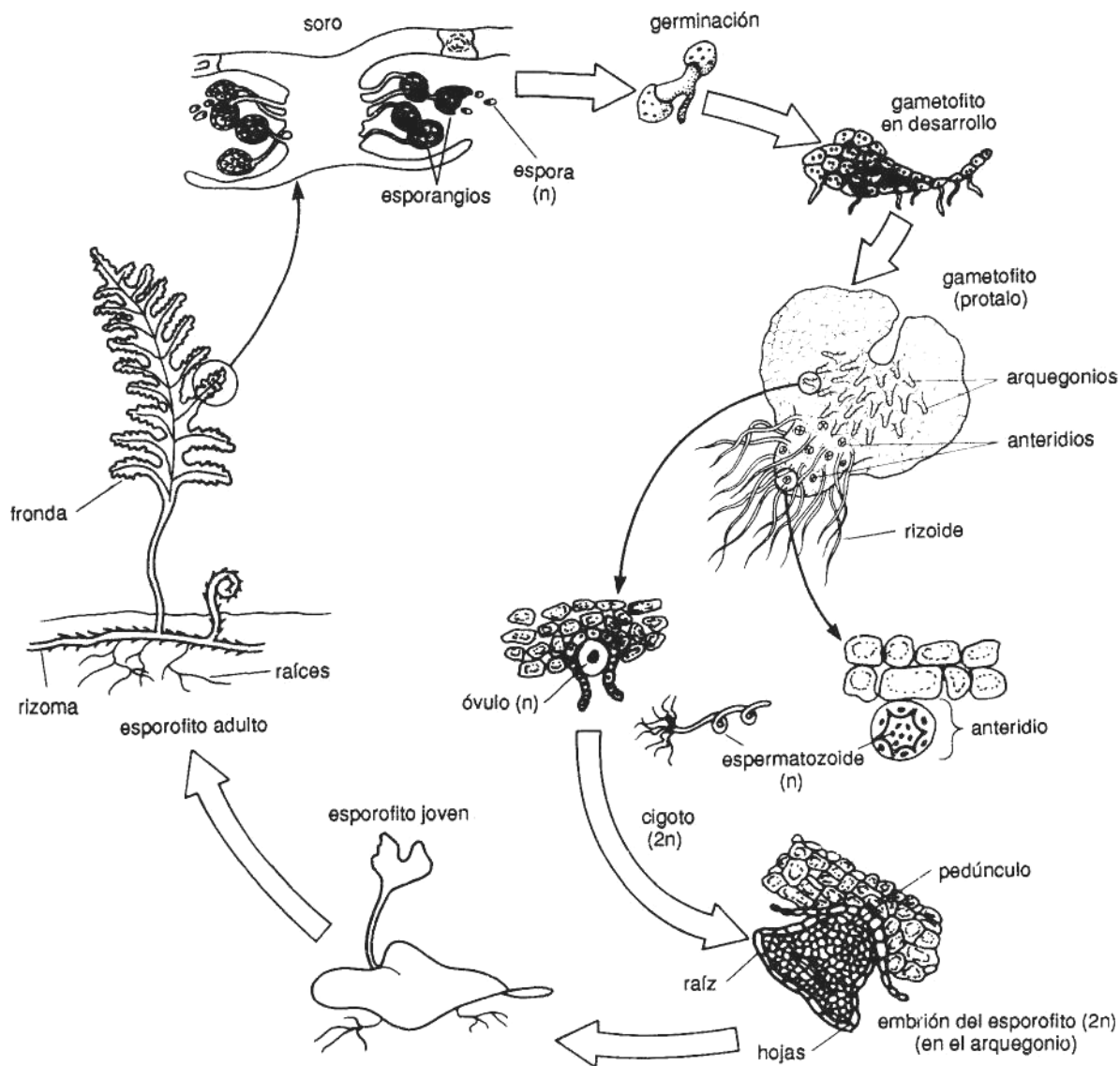


Fig. 11.8 Helécho

esporas). Dichos esporangios se organizan como racimos redondos llamados **soros**, los cuales, en las regiones templadas del mundo, son más prominentes al acercarse el final de la temporada reproductiva. Conforme se van secando los esporangios, una gruesa franja de células (llamada **anillo**) que encierra parcialmente a cada esporangio, se mueve bruscamente hacia afuera y luego hacia atrás, lanzando al exterior la masa de esporas. El ciclo se completa cuando cada espора germina para formar un nuevo protalo haploide.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO EN LAS PLANTAS CON FLORES

Las plantas con flores (angiospermas) representan la forma vegetal más moderna y, asimismo, la mejor equipada para enfrentar los retos de la vida terrestre. En la angiospermas, la generación esporofítica es la única forma visible. El gametofito haploide se ha reducido a tal grado, que existe apenas como un parásito dentro de los tejidos florales del esporofito (Fig. 11.9). En muchas

angiospermas los sexos están separados. La característica distintiva del grupo es la flor, complejo órgano reproductivo que probablemente surgió por modificación de hojas.

Las partes de la flor están dispuestas en cuatro **verticilos** o capas concéntricas alojadas una dentro de otra. El verticilo más interno comprende el órgano femenino o **pistilo**, que consta de un **estigma** pegajoso situado en la punta de un largo y esbelto **estilo**, en cuya base tiene el **ovario** y los **óvulos**. En torno al pistilo están los **estambres**, los órganos masculinos de la flor. Por fuera de los estambres se encuentran los **pétalos**, estructuras que a menudo tienen colores y emiten aromas y que integran colectivamente la **corola**. Por último, el verticilo más externo, llamado **cáliz**, está formado por los resistentes **sépalos** que envuelven por completo al botón cerrado de la flor en desarrollo. La apertura de la flor empieza en el cáliz y progresa hacia adentro.

Un **saco embrionario** maduro, que constituye el gametofito femenino de las angiospermas, surge dentro del óvulo por división mitótica de una sola megaspora haploide. En realidad se forman siete células por compartimentación citoplásmica de la megaspora, pero se distribuyen ocho núcleos entre ellas. Cerca del micrópilo u orificio del óvulo están tres células: el óvulo y dos **sinérgidas** concomitantes. (Una explicación extravagante de la existencia de estas sinérgidas, en apariencia carentes de función, es que representan un vestigio del arquegonio ancestral, estructura que ya no está presente en las plantas con semilla.) En el extremo opuesto se encuentran tres células **antipodales**, que en opinión de algunos investigadores son análogas al tejido vegetativo (no reproductivo) del gametofito. Tales vestigios establecen un lazo evolutivo con las formas ancestrales. Los dos últimos núcleos, llamados núcleos polares, se localizan en el centro del saco embrionario. Se denominan **núcleos polares** porque cada uno tuvo su origen en

un polo opuesto, pero después ambos emigraron hacia el centro. Estos núcleos se fusionan poco después para generar un núcleo **endospérmico** diploide central. En este punto, el óvulo (o mejor dicho, el saco embrionario) está listo para la fecundación.

Veamos ahora lo que sucede con el grano de polen, la **microspora** haploide que se forma dentro del anteridio del estambre. Una vez que llega al estigma, el grano de polen, cuyo núcleo se dividió previamente, empieza a alargarse formando un **tubo polínico** (gametofito masculino) que desciende por el estilo (tallo del pistilo) hacia el micrópilo. El núcleo situado en la punta del tubo se llama **núcleo polínico** y, al parecer, dirige la prolongación de aquél. El núcleo que queda atrás se llama **núcleo generador** y se divide en dos núcleos espermáticos. Una vez que el tubo polínico llega al saco embrionario, ocurre una **doble fecundación**: un núcleo espermático se fusiona con el núcleo ovular para constituir el cigoto, mientras que el otro núcleo espermático se une con el núcleo endospérmico diploide para formar una célula triploide de la que se derivará el endospermo o tejido nutricional de la semilla.

Aunque también hay endospermo en las **gimnospermas** (plantas con semilla que no producen flores), la doble fecundación solo se observa en las angiospermas. Debe recalarse que en el patrón reproductivo de las plantas con semilla, el proceso de fecundación y el desarrollo ulterior del embrión dentro de la semilla sellada son totalmente independientes del agua ambiental.

Después de la fecundación, el óvulo madura convirtiéndose en una semilla. La semilla está especialmente adaptada para la colonización de la tierra. Consta de: 1) un embrión esporofítico cuyo desarrollo entró en estado de latencia, 2) una dotación relativamente generosa de alimento y 3) una resistente cubierta de la semilla que protege al embrión y a su alimento hasta que se satisfacen las condiciones necesarias para que el embrión

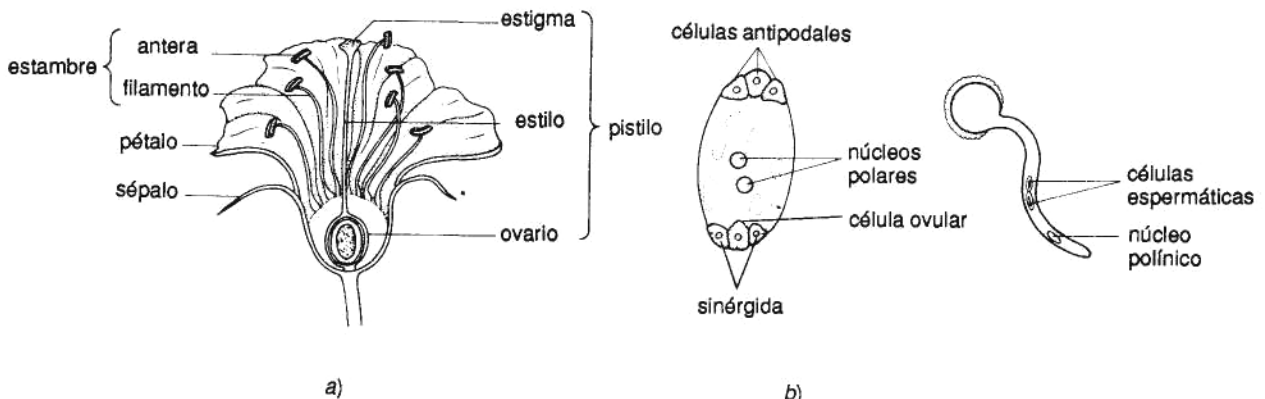


Fig. 11.9 Angiosperma

reanude su crecimiento. Las semillas se desarrollan dentro del ovario de la flor. Un ovario maduro que contiene semillas se llama **fruto**. Al ser devorados o al podrirse los frutos, las semillas quedan libres para continuar su desarrollo.

Existen dos grupos principales de plantas con flores: **monocotiledóneas** y **dicotiledóneas**. Las monocotiledóneas tienen hojas con venación paralela, los embriones de sus semillas son pequeños y planos y están protegidos por una vaina llamada **coleoptilo** y su primera hoja (**cotiledón**) es única. La mayor parte del alimento de la semilla está asociado con el endospermo. Las gramíneas, a las que pertenecen el trigo, el maíz y el arroz, son monocotiledóneas.

Las dicotiledóneas tienen venación reticular en sus hojas. Las semillas contienen embriones que tienden a ser grandes y siempre poseen dos cotiledones. La mayor parte del alimento se encuentra en los cotiledones, los que generalmente ocupan la mayor parte del espacio dentro de la semilla. Las dicotiledóneas no tienen coleoptilo.

11.4 CONTROL DE LA DIFERENCIACIÓN

En su mayor parte, las células que integran el embrión en diferenciación son genéticamente idénticas. Por tanto, el proceso de especialización debe basarse en la expresión diferencial de los genes. Esto puede incluir la transcripción de ciertos genes y la supresión de otros, un incremento en la actividad de un gen particular (amplificación) o la modificación de los productos postranscriptivos. También pueden participar en la embriogénesis los factores citoplásmicos, que ya estaban presentes en el óvulo y que pasan a los blastómeros durante la segmentación.

La célula ovular tiene la capacidad de formar un organismo completo. Tal capacidad, llamada **totipotencialidad**, es compartida con los blastómeros resultantes de por lo menos las tres primeras divisiones de segmentación de los mamíferos y los anfibios. Después de las primeras fases de segmentación, las células pierden su plasticidad y se vuelven **determinadas**; es decir, están destinadas a convertirse en estructuras específicas del embrión. Otra manera de plantear esta situación es diciendo que la célula totipotencial se encuentra en un estado de "inocencia", con todas las opciones abiertas ante ella. Su pérdida de inocencia corresponde al estrechamiento de las opciones y a la adopción de responsabilidades especializadas más acordes al funcionamiento dentro de una compleja red de partes coordinadas.

En las antiguas teorías acerca de la diferenciación celular se incluía el concepto de los "campos de desarrollo". Según ellas, el embrión se desarrollaba dentro de un campo energético de su propia creación. Uno de sus extremos era más activo que el otro, lo que daba lugar a

una orientación cefalocaudal. Por lo regular, la mayor actividad metabólica era adjudicada al extremo cefálico. Con base en esos gradientes metabólicos, las estructuras se moldearían a partir de precursores celulares.

Se cree que en algunos organismos las influencias ambientales se encargan de la creación de campos metabólicos. Los efectos de la luz y de la presión sobre una célula pueden provocar la orientación de factores internos que establezcan un campo de desarrollo e influyan sobre el curso de los patrones de desarrollo embrionario.

Al cortar las partes de una planta se genera un campo que influye sobre el desarrollo de la porción libre. El extremo que antes era proximal (fijo) tiende a convertirse en el nuevo sistema radicular, mientras que el extremo antes distal (libre) produce yemas foliares o florales. Por ejemplo, la polaridad existente en una ramita cortada es muy similar a la polaridad que se establece en un huevo de rana poco después de la fecundación.

Durante la década de 1920 se dilucidó un poco más la índole del proceso de diferenciación en los embriones. Los doctores Hans Spemann y Hilde Mangold determinaron la influencia de las estructuras primitivas formadas muy al principio de la embriogénesis en la dirección del desarrollo de las estructuras posteriores, más complejas, del embrión. La estructura primitiva se llama **organizadora** y, según se piensa, coordina el desarrollo mediante la síntesis y secreción de un **Inductor** químico que se difunde hacia una región específica del embrión y estimula la formación de una estructura determinada. Se cree que el inductor es una molécula pequeña, de fácil difusión, aunque hasta el momento han fracasado las investigaciones destinadas a encontrar esa sustancia.

En el caso del huevo de rana, el primer indicio de la presencia de un? estructura de control del desarrollo es el área de la media luna gris, que se forma en el sitio exactamente opuesto al punto de ingreso del espermatozoide. Durante las divisiones celulares y los ordenamientos morfogénicos subsecuentes, se forma un renacuajo en el que la orientación y el eje principal de desarrollo se basan en la posición de la media luna gris. Si bien es cierto que cada uno de los blastómeros formados durante las primeras divisiones de la segmentación podrían dar origen a un renacuajo completo si fueran separados unos de otros, eso no ocurre cuando se induce artificialmente una primera división de segmentación cuyo resultado un blastómero en el que se encuentra toda la media luna gris y otro que carece de esa estructura.

Mangold y Spemann estudiaron detalladamente el labio dorsal de la gástrula como organizador de la ontogénesis de la rana. En condiciones normales de desarrollo, las células del labio dorsal se derivan de la media luna gris. Las primeras células en moverse a través del labio dorsal, para integrar el techo original del arquenterón recién formado, desempeñarán un papel clave en la inducción de la aparición de la placa neural. La importancia del labio dorsal para los patrones de

desarrollo es tan grande, que la implantación experimental de un segundo labio dorsal en un embrión en desarrollo hace que se formen en éste dos regiones de gastrulación y dos tubos neurales.

Un campo ontogénico que se está estudiando activamente en la actualidad es la reversibilidad de la diferenciación una vez terminada ésta. Las investigaciones recientes indican que el núcleo, incluso el de una célula determinada, puede regresar al estado de totipotencialidad si surgen las condiciones adecuadas. Asimismo, se ha investigado la participación de las inclusiones citoplásmicas del huevo en los procesos de desarrollo y los estudios indican que, en el desarrollo del caracol, sólo el blastómero que contiene una estructura citoplásmica denominada **lóbulo polar** puede formar un embrión completo. Quizá el más interesante de los nuevos descubrimientos en embriología sea la identificación de grupos de genes muy conservados, presentes en muchas especies, que se apagan o encienden en forma unitaria. Estos conjuntos genéticos se denominan **caja homeótica** y, según parece, participan en la formación de estructuras derivadas de los bloques segmentarios o somitas de organismos tan diversos como los insectos y los mamíferos.

11.5 PRINCIPALES DESCUBRIMIENTOS EN EL CAMPO DE LA EMBRIOLOGÍA

La embriología nació como una disciplina organizada dentro de la biología con los trabajos pioneros de William Harvey y Marcello Malpighi, efectuados en el siglo xvii. Las observaciones embriológicas clásicas de Harvey quedaron registradas en sus *Exercitationes de generatione animalium* (1651), en las cuales describía el desarrollo del pollo e incluso el de un mamífero (venado). Harvey

recalcó el concepto de que todos los seres vivos provienen de un huevo. Asimismo, anticipó la idea epigenética de que las nuevas estructuras se forman ex novo a partir de las materias primas de las células.

Malpighi fue el primer investigador que describió e ilustró las fases ontogénicas del pollo. Aunque Malpighi era un preformacionista, sus espléndidos dibujos y descripciones de la neurulación se consideran una importante contribución a la embriología.

Durante el siglo xviii, la preocupación por la observación de los óvulos y los espermatozoides condujo a la **doctrina preformacionista**, según la cual, un ser humano diminuto (homúnculo) estaba encerrado dentro del óvulo o dentro del espermatozoide. En la *Theoria generationis* (1759), Friedrich Wolff atacó ese concepto y defendió en su lugar las ideas epigenéticas, vigentes hasta la fecha, de que las partes nuevas se forman gradualmente con el tiempo.

El gigante de la era premoderna de la embriología es Karl Ernst van Baer (1792-1876). A él se deben las normas que rigen el trabajo experimental en embriología, además de sus considerables aportaciones conceptuales. Fue él quien estableció la teoría de la capa germinal, que representa la base del desarrollo de casi todos los organismos pluricelulares. Asimismo, hizo de la embriología un estudio comparativo. Descubrió la existencia del óvulo de los mamíferos y demostró que todos los embriones de los vertebrados tienen notocorda. Estas aportaciones lo hicieron merecedor del título de "padre de la embriología moderna".

Oskar Hertwig fue un embriólogo que inició en el siglo xix los estudios acerca de la fecundación. En esa misma época, Wilhelm His exploró el desarrollo del sistema nervioso y los patrones específicos de la embriología humana. En el siglo xx, el campo de la embriología ha estado dominado por los análisis genéticos y la manipulación experimental de los embriones.

Problemas resueltos

- 11.1 Describa el desarrollo de un huevo islécito, uno moderadamente telolécito y otro extremadamente telolécito, recalando las diferencias dictadas por las distintas cantidades de vitelo.

Cabe señalar que existe una graduación continua en la cantidad y distribución del vitelo, que va desde el vitelo escaso y uniformemente distribuido de los óvulos de las estrellas de mar hasta la situación telolécita extrema de los huevos de las aves. Es decir, al citar ejemplos de cada uno de los extremos y del

centro de ese espectro no se pretende sugerir la existencia de categorías marcadamente definidas que no se observan en la naturaleza.

Las estrellas y los erizos de mar son un ejemplo muy común del desarrollo del huevo islécito. Este huevo tiende a la homogeneidad, aunque se observa una ligera polarización. Hay un poco más de vitelo en uno de los polos (vegetal), mientras que el citoplasma del polo animal muestra una mayor tasa metabólica. Después de la singamia (unión de los pronúcleos del espermatozoide y del óvulo) comienza la segmentación. Los planos de segmentación pa-

san de un lado al otro del huevo y los primeros blastómeros tienen dimensiones casi equivalentes. La blástula es una esfera hueca con una capa de una célula de espesor en torno al blastocele. La gastrulación consiste principalmente en la invaginación de una pared de la blástula. En última instancia, la región de la muesca penetra hasta la pared opuesta. Las células que ingresan en la muesca forman un tubo interno de endodermo cuya luz interna se conoce como arquenterón. El blastocele va rellenándose poco a poco. En el extremo más alejado del blastoporo se forman sacos por evaginación del endodermo. Esos sacos dan origen al mesodermo, la tercera capa germinal situada entre el ectodermo y el endodermo.

La formación de la blástula y el comienzo de la gastrulación son similares en las ranas y en las estrellas de mar, aunque en la rana se complican debido a la presencia de una mayor cantidad de vitelo. La región del huevo que contiene la mayor cantidad de vitelo se convierte en el polo vegetal. A partir de ese momento, las divisiones son más frecuentes en la región del polo opuesto: el polo animal. Las células de esta región son más pequeñas y numerosas y poseen una tasa metabólica más elevada. Por otra parte, fue del polo animal de donde fueron expulsados originalmente los cuerpos polares durante la ovogénesis (Cap. 8, Ejemplo 5).

La blástula de la rana está formada por un conjunto irregular de células que encierra un blastocele aún más pequeño que el que se observa en la estrella de mar. La gastrulación empieza con la formación de una muesca en forma de media luna en el borde del hemisferio vegetal no pigmentado: el blastoporo. Las células se desplazan más allá de los límites dorsales del blastoporo y emigran hacia adentro para crear la cavidad del arquenterón. Finalmente, el labio dorsal del blastoporo se curva para formar un círculo completo, el cual da origen a células que, al ir penetrando, acaban por rodear completamente el vitelo dentro del arquenterón en crecimiento. En esta fase, el ingreso y la migración de las células dieron origen a un embrión alargado en el que se distinguen tres capas germinales primarias. La capa intermedia, situada en posición centrodorsal, se llama cordamesodermo y de ella se deriva la notocorda, varilla cartilaginosa rígida que está presente en todos los vertebrados. Las porciones lateral y ventral de la capa intermedia se convierten en el mesodermo.

En las aves, la formación de la blástula y la gástrula sólo abarca una delgada capa de células: el blastodisco situado encima del vitelo. El blastodisco de los pollos consta de dos capas de células separadas por un estrecho espacio, el blastocele. De la capa superior se derivará el ectodermo, mientras que de la capa inferior surgirá el endodermo. La gastrulación empieza con la aparición de una delgada muesca lineal en la superficie del blastodisco, la línea primitiva. Esta línea, análoga del blastoporo de los anfibios, funciona como un medio organizador a

través del cual migran las células para dar origen principalmente a la capa mesodérmica intermedia. Al igual que en la rana y en otros vertebrados, se forma una notocorda, factor que influye sobre la formación del tubo neural en el ectodermo sobreyacente. El pollo se diferencia de la estrella de mar y de la rana en que los primeros planos de segmentación no atraviesan por completo el huevo, sino que sólo parten la región del blastodisco. El vitelo impide que las divisiones sean más extensas. Este fenómeno se llama segmentación **meroblástica**. Asimismo, el pollo tiene las cuatro membranas embrionarias adicionales que también caracterizan la embriología de los reptiles y los mamíferos.

11.2 ¿Qué tipos de movimientos celulares supone el lector que participan en la embriogénesis?

1. Ocurre un movimiento descendente de delimitación (**epibolia**) en el que las células del hemisferio animal cubren la superficie vegetal inferior del embrión. Este fenómeno es particularmente notorio en los patrones de gastrulación de la rana. El término *epibolia* también es aplicable a los movimientos laterales de las células, a partir de un eje central, en los discos planos de las aves o los teleosteos (peces óseos). En principio se supuso que la epibolia estaba relacionada con un rápido crecimiento local, pero luego se demostró que no era así. Es obvio que los movimientos en una zona embrionaria tienen que estar perfectamente coordinados con movimientos complementarios en otras áreas para evitar estiramientos o desgarres en el embrión.
2. **Emigración** se refiere a movimientos celulares que ocurren entre la superficie y el interior. Si las células superficiales empiezan a penetrar como si se estuviera formando simplemente un saco, el movimiento se llamaría **Invaginación**. La **deslaminación** consiste en la división de una capa superficial para producir dos capas independientes.
3. La **convergencia** implica el movimiento de las células hacia el eje central del embrión. La **divergencia** es lo opuesto.
4. La **extensión** consiste en el movimiento de las células hacia los extremos del embrión para incrementar la longitud total de éste. Lo mismo se logra con cualquier alargamiento del eje longitudinal de las células dispuestas en forma lineal.

Casi todas estas clases de movimientos fueron delineadas en el trabajo clásico de Wilhelm Vogt durante la década de 1920. Mediante el uso de colorantes vitales (que no dañan el embrión), Vogt pudo elaborar **mapas de predestinación**; es decir, siguiendo el movimiento del citoplasma teñido pudo estudiar paso a paso la ubicación definitiva de una parte original de la blástula —o incluso de una porción del óvulo— en el embrión.

11.1.3 Muchos organismos pasan por dos episodios independientes de morfogénesis durante su ciclo de vida. Tales organismos se desarrollan parcialmente hasta llegar a un **estado larvario**. Luego entran en una fase inactiva transitoria llamada **pupa**, en la que sucede una nueva serie de cambios morfogénicos, después de los cuales emergen como adultos, por lo general con un aspecto totalmente distinto al de la forma larvaria. Este cambio de la larva al adulto se llama **metamorfosis**.

En algunos organismos la metamorfosis es extrema. Es decir, no hay parecido alguno entre las formas larvaria y adulta. En otros organismos la transición ocurre mediante fases en las cuales no hay límites discernibles. Cite un ejemplo de metamorfosis y explique las ventajas que se derivan de ella.

En el caso de la mariposa, del huevo eclosiona una oruga rastrera cuya vida está dedicada por completo a comer. Tiempo después, la oruga teje un capullo alrededor de sí misma y sufre una degradación, tan sólo para reconstruirse en forma de una criatura voladora de asombrosa belleza, la cual tiene una misión de tipo sexual y que, en muchos casos, carece por completo de apetito. Las orugas o los nitzicuilés (larvas de los escarabajos) están perfectamente adaptados para almacenar calorías en cantidades pasmosas, mientras que el adulto volador está equipado principalmente para llevar a cabo su misión reproductiva.

11.4 ¿Qué relación hay entre las membranas extraembrionarias y la vida en el medio terrestre?

Los reptiles, las aves y los mamíferos, organismos que poseen en común membranas extraembrionarias, son los que han tenido éxito al invadir los medios terrestres áridos. La principal ventaja que ofrecen dichas membranas es independizar del agua la fase embrionaria del ciclo de vida del organismo.

En el caso de las aves y los reptiles, el embrión se desarrolla dentro de los confines protectores del huevo **cleldolco** (encerrado), a salvo de la deshidratación y de otros peligros existentes en el medio terrestre. El amnios constituye un medio líquido, relativamente amortiguador de golpes, ideal para la ontogénesis. El saco vitelino brinda al embrión una dotación continua de alimento mientras dure el proceso de desarrollo. Inicialmente, en el alantoides está un depósito para los materiales de desecho del embrión. Más tarde, esa membrana se fusiona con el corion para formar una extensa superficie respiratoria a disposición del embrión metabólicamente activo.

En los mamíferos, el embrión —y posteriormente el feto— se desarrollan dentro del cuerpo de la madre. Los cuatro sacos han sufrido modificaciones para adaptarse al desarrollo de tipo placentario, consistente en que el feto parásita los tejidos de la madre y utiliza los recursos de ésta. También en ese

aspecto los sacos (membranas) se relacionan con la adaptación a la vida en el medio terrestre, al crear un miniambiente ontogénico aislado del ambiente natural externo.

En el caso de los anfibios, para el desarrollo de las crías es necesario retornar al medio acuoso. En muchos anfibios, la metamorfosis implica una transición entre un organismo dependiente del agua y una forma menos dependientes de las lagunas y los arroyos. Esto significa que no puede considerarse que los anfibios sean verdaderos conquistadores del medio terrestre.

11.5 En términos generales, durante la embriogénesis el ectodermo rodea al mesodermo, el que a su vez envuelve al endodermo. Sin embargo, esta relación no ocurre en una de las membranas extraembrionarias. ¿Cuál de las membranas no se ajusta a esa regla y por qué?

Cada una de las membranas extraembrionarias se deriva del mesodermo y de alguna de las otras dos capas: el endodermo o el ectodermo. Durante la formación del corion y el amnios, una bicapa de ectodermo situada encima del mesodermo crece sobre el embrión y forma los pliegues amnióticos como se aprecia a la izquierda en la figura 11.5. En ella puede verse que, debido a la acción de plegamiento, el mesodermo se invierte en la mitad inferior del pliegue y acaba por situarse encima del ectodermo. Puesto que de esa mitad inferior se deriva el amnios por fusión de los pliegues de los dos extremos del embrión, el amnios consta de ectodermo rodeado por mesodermo.

11.6 Enumere las diferencias básicas de las briofitas y los helechos.

Briofita	Helecho
Gametofito dominante	Esporofito dominante
No vascular	Traqueofítica (vascular)
Dioica	Monoico
Yemas reproductivas asexuales	Sin estructuras reproductivas asexuales
Sin raíces, tallos u hojas verdaderos	Con raíces, tallos y hojas verdaderos

11.7 ¿Qué tiene de especial el núcleo endospermico del saco embrionario de las angiospermas?

El saco embrionario de las angiospermas constituye el gametofito femenino. Por consiguiente, sus células son haploides; no obstante, a pesar de que el núcleo endospermico forma parte del gametofito, se formó por fusión de los dos núcleos polares y, por tanto, es diploide. Más adelante, dicho núcleo se vuelve triploide al fusionarse, durante la doble fecundación, con uno de los núcleos espermáticos para constituir el endospermo.

11.8 Cuando Briggs y King efectuaron sus experimentos a principios de la década de 1950, trasplantaron núcleos de células embrionarias de rana al citoplasma de células de rana previamente desnucleadas. Los investigadores descubrieron que los núcleos de las primeras células embrionarias tenían la capacidad de producir ranas normales, mientras que los de las células de embriones más avanzados no podían coordinar un desarrollo normal y completo. (La producción de un individuo que es réplica del donador del núcleo se llama **clonación** y constituye una forma de duplicación asexual.) Esos resultados sugerían la existencia de un periodo crítico durante el cual el núcleo que-

daba predestinado. Con todo, tiempo después los difíciles experimentos realizados por John Gurdon indicaron que, en algunos casos, los núcleos de células obtenidas de renacuajos tardíos podían comportarse de una manera totipotencial. ¿En qué radica la importancia del trabajo de Gurdon?

Gurdon demostró que los cambios ocurridos durante la diferenciación celular no incluyen la pérdida de material genético, ya que, si el genoma no estuviera completo, no sería posible la formación de organismos íntegros a partir de células totalmente diferenciadas. Por tanto, lo más probable es que la diferenciación implique una interacción regulatoria entre ciertos factores citoplásmicos y el núcleo.

Problemas complementarios

- 11.9** ¿El pronúcleo del óvulo es a) haploide o b) diploide?
- 11.10** ¿La célula arqueogónica es a) haploide o b) diploide?
- 11.11** ¿Las vesículas germinales del óvulo de estrella de mar son a) haploides o b) diploides?
- 11.12** ¿El núcleo del endospermo es a) haploide o b) diploide?
- 11.13** ¿El núcleo del tubo polínico es a) haploide o b) diploide?
- 11.14** ¿Las yemas de las briofitas son a) haploides o b) diploides?
- 11.15** ¿Las células de la raíz verdadera de un helecho son a) haploides o b) diploides?
- 11.16** ¿Son más voluminosas a) las células del polo animal o b) las células del polo vegetal?
- 11.17** ¿Es mayor a) la cantidad de vitelo presente en el huevo de la rana o b) la cantidad de vitelo presente en un óvulo humano?
- 11.18** ¿Es más grande a) el esporofita de una briofita o b) el gametofito de una briofita?
- 11.19** ¿Es más grande a) el esporofito de una angiosperma o b) el gametofito de una angiosperma?
- 11.20** ¿Es mayor a) el número de sexos en un protalo o b) el número de sexos en un talo?
- 11.21** El tubo neural tiene su origen en el ectodermo. a) Verdadero, b) Falso.
- 11.22** Las gimnospermas (p. ej., los pinos) producen semillas, mas no flores. a) Verdadero, b) Falso.
- 11.23** Von Baer postuló la teoría de la capa germinal del desarrollo. a) Verdadero, b) Falso.

Respuestas

- | | | | | | | | |
|-------|----|-------|----|-------|----|-------|----|
| 11.9 | a) | 11.13 | a) | 11.17 | a) | 11.21 | a) |
| 11.10 | a) | 11.14 | a) | 11.18 | b) | 11.22 | a) |
| 11.11 | b) | 11.15 | b) | 11.19 | a) | 11.23 | a) |
| 11.12 | b) | 11.16 | b) | 11.20 | a) | | |

Reproducción animal

12.1 REPASO EVOLUTIVO

Como se vio en los capítulos 8, 10 y 11, la **sexualidad**, es decir, la unión de partes que producen nuevas combinaciones genéticas, es prácticamente universal en el mundo vivo. Incluso los virus, que están en la línea fronteriza de la vida, presentan recombinaciones de sus núcleos de ácido nucleico.

Durante la unión sexual, células especializadas llamadas gametos se fusionan para dar origen al cigoto. En numerosas formas algáceas los gametos son iguales y por eso se denominan **isogametos**. En otras plantas primitivas, por ejemplo *Spirogyra*, los gametos son estructuralmente semejantes pero tienen diferentes funciones. Tal situación se conoce como **heterogamia funcional**. Los gametos de las plantas y los animales han alcanzado un alto grado de especialización, como el espermatozoide móvil y el óvulo proveedor de alimento y usualmente pasivo. Un concepto antiguo sobre el origen de la sexualidad fue la **teoría del hambre**, según la cual ciertas células de tipo espora se fusionaban originalmente como gametos a fin de compartir sus reservas alimenticias.

EJEMPLO 1 Existe variación considerable en la forma y la actividad de los espermatozoides. Los nemátodos como el parásito *Ascaris*, los arácnidos (arañas), los acaros, los ciempiés y algunas especies de cangrejos tienen espermatozoides amiboideos, los cuales se mueven mediante ondulaciones. En la mayoría de los animales superiores (vertebrados), las células espermáticas son estructuras alargadas dotadas de flagelos que se originan en una pieza media. Esta pieza contiene abundantes mitocondrias, que generan el ATP necesario para los movimientos ondulatorios de los flagelos, los cuales impulsan la cabeza nuclear hacia el óvulo.

En los mamíferos se observan mitocondrias individuales en la pieza media, pero en otros vertebrados y en la mayoría de los invertebrados, dichas mitocondrias se fusionan para formar una sola y voluminosa estructura metabólica. En muchos vertebrados también las crestas mitocondriales exhiben modificaciones. Los flagelos tienen la estructura microtubular $9 + 2$ característica de los apéndices móviles. En muchas especies, el complejo de Golgi, el retículo endoplásmico, los ribosomas y otros organelos citoplásmicos están

segregados dentro de una yema, la cual se desprende posteriormente del espermatozoide fusiforme.

Los núcleos de la mayoría de las células espermáticas, los cuales constituyen el material útil para la fecundación, son relativamente pequeños. Tanto el núcleo como el citoplasma circundante presentan una estructura microtubular; incluso la cromatina puede tener disposición tubular. Por lo común hay historias en grandes cantidades, pero en los espermatozoides de casi todos los peces las histonas han sido reemplazadas por unas proteínas muy alcalinas llamadas **protamínas**. En realidad, los cromosomas pueden estar orientados a modo de fibras longitudinales a lo largo de la cabeza. En los espermatozoides de los primates, la fructosa sustituye a la glucosa como principal monosacárido combustible.

El tiempo de vida de los espermatozoides es muy variado. Entre los insectos, el espermatozoide de un zángano puede vivir dentro del cuerpo de la abeja reina durante más de un año. En los seres humanos, la actividad del espermatozoide puede proseguir hasta una semana dentro del aparato reproductor femenino y tres días en los genitales de un hombre muerto.

La principal ventaja de la sexualidad radica en su capacidad para producir variación en la descendencia de cada generación. Como parte del inexorable avance de las poblaciones existentes hacia una mayor aptitud, tal diversidad permite la selección de los individuos mejor adaptados. Las desventajas obvias de la reproducción sexual son que, al menos en las formas dioicas, es preciso el encuentro de dos organismos. Cuando los gametos son depositados en el agua, lo único que se requiere es el encuentro de los gametos, de modo que los organismos que los produjeron permanecen independientes uno del otro.

EJEMPLO 2 En algunas salamandras, el macho deposita paquetes de espermatozoides en el suelo húmedo del bosque. La hembra acude y recoge los espermatozoides con sus labios cloacales. La fecundación ocurre dentro del aparato reproductor de la hembra, pero ésta deposita posteriormente sus huevos en la orilla de un arroyo o en algún otro ambiente húmedo para que se desarrollen. En este caso, los progenitores nunca se unen pero producen descendientes.

FECUNDACIÓN INTERNA

Siempre y cuando el apareamiento ocurra en medios acuosos, en los cuales el transporte y la hidratación de los gametos están garantizados, la fecundación externa es un mecanismo apropiado para reunir el espermatozoide con el óvulo. Por consiguiente, este mecanismo se observa con mayor frecuencia entre los animales acuáticos y los anfibios.

EJEMPLO 3 Entre las ranas, la fecundación externa de los huevos tiene lugar en charcas o arroyos. El macho monta a la hembra y comienza a oprimir los costados de ésta con los gruesos cojinetes de sus pulgares, los cuales son una característica sexual secundaria del macho. Este abrazo se denomina **amplexo**. Tan pronto como la hembra expulsa una hilera de huevos en respuesta a los apretones, el macho arroja directamente sobre los huevos un líquido cargado de espermatozoides, de modo que la fecundación ocurre en las inmediaciones de la pareja en amplexo.

Al emigrar hacia hábitat terrestres, los animales y las plantas necesitaron adaptarse a fin de seguir disponiendo de un medio acuoso para sus gametos y para el embrión en desarrollo. Como ya se vio, en algunos casos los organismos retornan a las charcas y los arroyos durante la temporada de procreación. Este hecho revela que aún hay dependencia de un medio acuático. Otros seres, por ejemplo los mamíferos, resolvieron ese problema sustituyendo el medio externo de fecundación por uno interno. En reptiles y aves, los espermatozoides son depositados dentro del aparato reproductor de la hembra y la fecundación produce un cigoto cubierto por albúmina y un cascarón, el cual es expulsado poco después para que complete su desarrollo bajo el cuidado de la madre o incluso de ambos progenitores.

Durante el coito (cópula o relación sexual), un órgano intromisorio llamado pene entra en el aparato reproductor de la hembra para depositar internamente los espermatozoides. En las aves, la fecundación interna se lleva a cabo cuando el macho y la hembra unen sus **cloacas** (cámaras que reciben los orificios genitales y excretorios) en una variación del coito llamada **aposición cloacal**. En este caso no existe pene, pero en algunas aves la cloaca del macho se evagina para penetrar en la cloaca de la hembra. En los reptiles, un **hemipene** o pene imperfecto introduce los espermatozoides en la vagina de la hembra. En la mayoría de los insectos cuya reproducción requiere espermatozoides, el macho realiza la fecundación mediante cópula.

EJEMPLO 4 La chinche de cama exhibe una dedicación casi heroica a la fecundación interna. En el transcurso de la evolución, el pene del macho fue engrosando cada vez más, llegando al grado en que ya no pudo ser insertado en la vagina de la hembra. La combinación sexual es tan

indispensable, que esta especie desarrolló unos sacos especiales, localizados en los costados del abdomen de la hembra, en los que el macho deposita paquetes de espermatozoides. Posteriormente, los espermatozoides atraviesan los tejidos de la hembra para unirse finalmente con los huevos en el ovario.

DESARROLLO INTERNO

Los mamíferos adquirieron un extraordinario mecanismo para resolver las exigencias del hábitat terrestre. No sólo la fecundación es interna, sino que el embrión se desarrolla parasíticamente dentro del cuerpo de la madre. Este mecanismo ontogénico liberó por completo a los mamíferos de la dependencia al agua con fines de reproducción. En algunos casos especiales, los insectos, las arañas y los peces también exhiben modificaciones para el desarrollo de sus crías dentro del cuerpo de la hembra, aunque esto consiste generalmente en la incubación interna de los huevos fecundados hasta el momento de la eclosión.

El prerrequisito para una adecuada incubación interna de las crías es la presencia de modificaciones importantes en el aparato reproductor de la hembra. Esto requiere, por lo menos, de un **útero** o **matriz** dentro del cual pueda desarrollarse el embrión; una **placenta** en la que ocurra el intercambio de nutrientes, oxígeno y materiales de desecho entre madre e hijo; y un refinado conjunto de hormonas que regule los cambios periódicos del útero y de otras estructuras del aparato reproductor de la hembra. Resulta claro que el útero que contiene un embrión es diferente de uno que no enfrenta tal exigencia.

12.2 APARATO REPRODUCTOR DEL VARÓN

El aparato reproductor masculino:

1. Produce espermatozoides (gameto masculino)
2. Los deposita dentro de un lugar apropiado del aparato reproductor femenino.
3. Sintetiza las hormonas sexuales masculinas, también llamadas andrógenos, que aprestan las glándulas y los conductos tubulares del aparato reproductor masculino y producen las características sexuales secundarias; por ejemplo, el vello facial, el incremento de la fuerza muscular y la libido (impulso sexual).

Las gónadas masculinas, dentro de las cuales se forman los espermatozoides y se sintetizan los andrógenos, son los **testículos** (Fig. 12.1). En muchos mamíferos, los testículos descienden desde su posición original en la región renal del abdomen y penetran en los holgados **sacos** del **escroto**, bolsa que cuelga justo detrás o

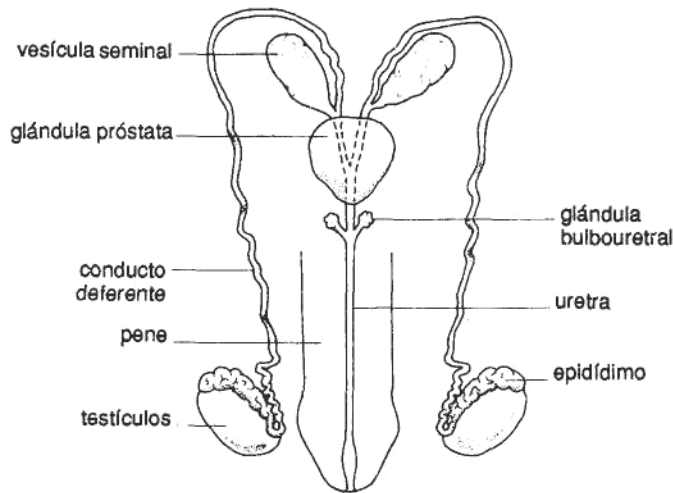
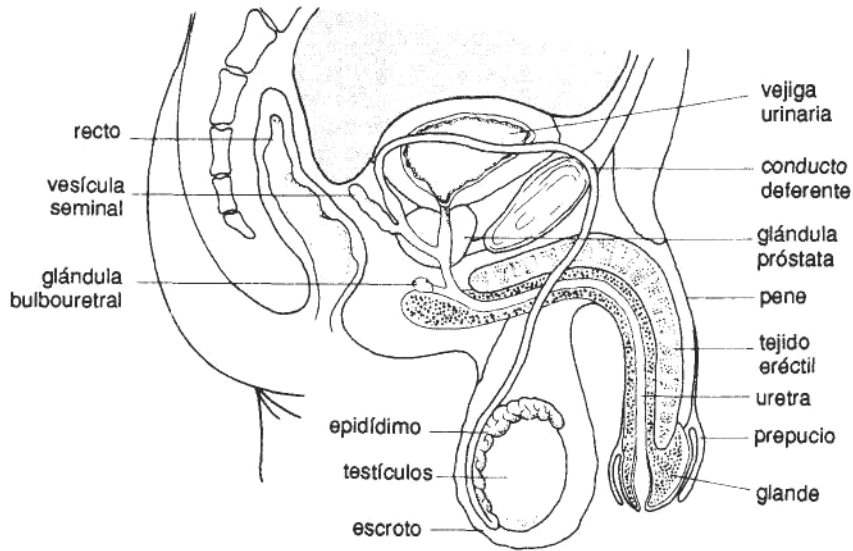


Fig. 12.1 Aparato reproductor masculino

debajo del pene. En esos mamíferos, tanto el pene como los sacos escrotales son externos y se sitúan entre las piernas o patas traseras.

Los espermatozoides se forman mediante una serie de divisiones meióticas (Cap. 8) en el interior de los **tubos espermáticos**, unas estructuras largas y muy enrolladas que se localizan dentro de los testículos. Entre dichas estructuras se encuentran diseminadas las **células intersticiales**, las cuales secretan continuamente

testosterona, el principal andrógeno masculino. Los andrógenos son sintetizados y secretados en grandes cantidades a partir de la **pubertad**, etapa durante la cual se alcanza la madurez sexual.

Los espermatozoides se producen a velocidad constante en los tubos espermáticos de los testículos, después de lo cual se almacenan en el **epidídimo**, una estructura tubular sumamente enrollada que se localiza encima de cada testículo. Los espermatozoides son

conducidos a través de la cavidad abdominal por el **conducto deferente**, un largo tubo que se une a la **uretra** en la región de la **glándula próstata**. La uretra, un tubo que corre a lo largo del pene y que conduce la orina al exterior, también sirve de conducto para el **líquido seminal**. Los espermatozoides están suspendidos en un líquido secretado por las **vesículas seminales**, la **próstata** y las **glándulas de Cowper**, órganos glandulares secundarios situados a lo largo del aparato reproductor masculino.

El pene es una estructura muy eficaz para depositar los espermatozoides (semen) dentro del aparato reproductor femenino, pero primero debe ponerse erecto. Durante la excitación sexual de los seres humanos, la erección ocurre gracias a la llegada de impulsos provenientes del sistema nervioso parasimpático, lo cual provoca que la sangre congestione los tejidos eréctiles esponjosos del cuerpo y el glande del pene. La **vasodilatación** (ensanchamiento de los vasos sanguíneos) de las arteriolas que llevan sangre a los tejidos peneanos introduce más sangre de la que puede salir, provocando así tumefacción y rigidez, esto es, **erección**. Una vez erecto, el pene puede penetrar en el aparato reproductor femenino. Los movimientos de vaivén de la pareja incrementan la excitación y culminan, durante el **climax sexual** u **orgasmo**, con la expulsión del líquido seminal en forma de una serie de chorros a través del pene. Las rápidas y vigorosas expulsiones de líquido seminal se denominan colectivamente **eyeculación** y son causadas por oleadas rítmicas de contracción que recorren los dos tercios inferiores del aparato genital masculino, generalmente con una periodicidad de 0.8 segundos.

12.3 APARATO REPRODUCTOR DE LA MUJER

ANATOMÍA

Las gónadas de la mujer son un par de ovarios que permanecen dentro de la cavidad abdominal toda la vida (Fig. 12.2). En los ovarios hay más de 400 000 óvulos potenciales, pero sólo unos 400 concluirán la meiosis.

Los ovarios se mantienen en su sitio mediante **ligamentos** (bandas de tejido conectivo) y delgados **mesenterios** membranosos. Por encima de cada ovario se encuentran los **oviductos o trompas de Falopio**, que desembocan en el grueso y muscular útero. Es precisamente dentro de este último donde se desarrollará el embrión y posteriormente el feto. Los óvulos fecundados en los oviductos (por lo general sólo uno) son empujados por los cilios de ese conducto hacia el útero, donde ocurrirán las primeras fases del desarrollo y la subsecuente implantación.

El útero está unido a un corto tubo corrugado llamado **vagina**. Uno de los extremos de la vagina rodea el angosto **cuello uterino** (cerviz), en tanto que el extremo

distal se prolonga hacia el exterior. Los órganos sexuales externos —labios mayores, labios menores y clítoris— que rodean a los orificios vaginal y uretral forman la **vulva**; los labios externos (**labios mayores**) cubren un par de labios internos (**labios menores**). Los labios son homólogos del escroto. El **clítoris**, protuberancia de tejido eréctil situada justo encima del orificio uretral, es homólogo al pene.

CICLO MENSTRUAL

El **ciclo menstrual** es una serie de fenómenos que modifica periódicamente el aparato reproductor de las mujeres y de las hembras de los primates superiores. En otros mamíferos se presenta un ciclo de receptividad sexual, quizás menos complejo que el ciclo menstrual, al que se denomina **ciclo estral**.

EJEMPLO 5 La palabra **estro** proviene de una raíz griega que significa "tábano", quizá porque se homologó el estímulo acuciante de la libido sexual con el aguijonazo de un insecto. Como su nombre lo indica, los animales que están en el punto culminante del estro experimentan una intensa pero efímera compulsión de apareamiento; comúnmente, cuando eso ocurre se dice que están "en calor" o "en celo". Antes y después de ese breve periodo, el impulso sexual está latente. A nivel corporal, el ciclo estral prepara el aparato reproductor de la hembra para la cópula. No ocurre el complejo desarrollo del recubrimiento uterino (endometrio) que se observa en el ciclo menstrual. Si no hay fecundación, cualquier engrosamiento preparatorio del endometrio es reabsorbido simplemente por el cuerpo. Las fases del ciclo están sujetas a la influencia del medio; en algunos animales, la expulsión del óvulo (ovulación) depende de que haya cópula o no.

El ciclo menstrual está regulado por la acción de hormonas secretadas por el hipotálamo, la glándula hipófisis y ciertas estructuras endocrinas localizadas en el ovario. Es probable que la hormona hipotalámica liberadora de la gonadotropina (GnRH) fluya directamente hacia la hipófisis a través de un sistema de vasos sanguíneos llamado **prominencia media**. Cuando eso sucede, la hipófisis es estimulada para producir dos hormonas: hormona foliculoestimulante (FSH) y hormona luteinizante (LH), las que a su vez estimulan a los ovarios para que produzcan las hormonas sexuales femeninas **estradiol** (secretada por el folículo de Graaf que encierra al óvulo) y **progesterona** (sintetizada por el **cuerpo amarillo** que se forma a partir de un folículo roto). La hipófisis también produce **prolactina**, hormona que actúa directamente sobre las mamas y sus glándulas mamarias y que también influye en el balance de líquidos y minerales del cuerpo.

El estradiol (y quizás otro tipo de estrógeno) y la progesterona se encargan de producir los cambios

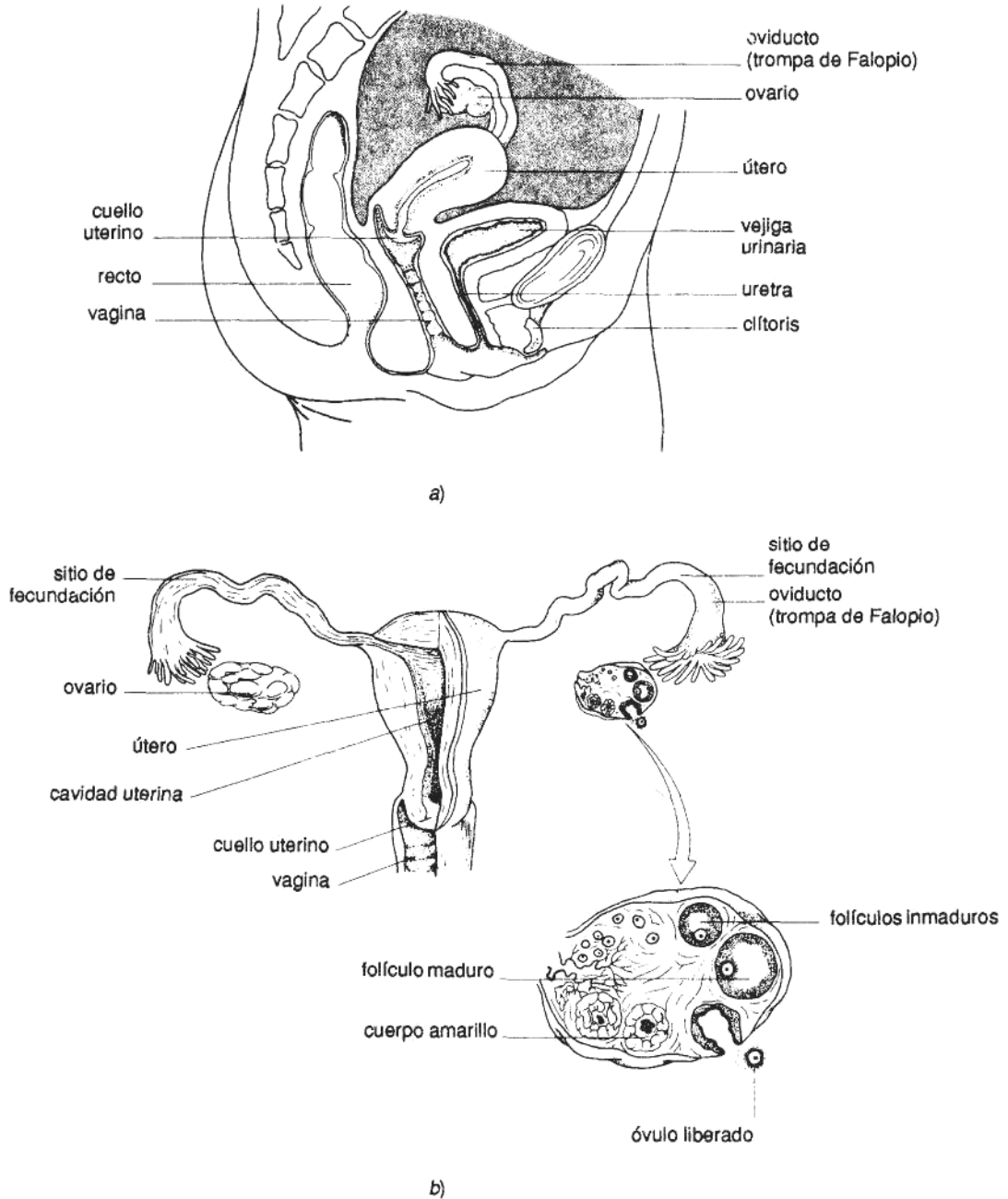


Fig. 12.2 Aparato reproductor femenino

menstruales que se observan en los ovarios, en el útero y en todo el cuerpo. Las hormonas que participan en el ciclo menstrual también pueden interactuar con el sistema nervioso para modificar la respuesta menstrual: es frecuente que la menstruación se suspenda en condiciones

de ayuno, así como durante el riguroso entrenamiento para las competencias atléticas. Muchas mujeres que estuvieron recluidas en los campos de concentración nazis no tuvieron el ciclo menstrual durante su cautiverio.

El ciclo total se divide en tres partes: la **menstruación** (flujo de sangre) que dura 5 días en promedio; la fase **follicular** (o proliferativa), que comienza al suspenderse el sangrado y dura alrededor de 9 días; y la fase **lútea**, que abarca las dos últimas semanas del ciclo.

Durante el periodo de cinco días de flujo menstrual, los niveles de GnRH se mantienen de bajos a moderados. La concentración de FSH es baja y disminuye aún más en el momento de la ovulación. La LH también se mantiene en un nivel bajo. Las concentraciones de estradiol y progesterona están igualmente bajas y el **endometrio** o recubrimiento interno del útero es desechado junto con una pequeña cantidad de sangre y de tejido vascular deteriorado. A pesar de los cálculos exagerados de algunas mujeres, el volumen total de sangre perdida raramente excede una taza y media. Aquí surge una pregunta: ¿por qué el flujo menstrual de sangre no es taponado por el mecanismo de coagulación? Lo que sucede en realidad es que la sangre menstrual proviene de coágulos previamente formados y disueltos ahora por una enzima llamada **fibrinolisisina** o **plasmina**. Entonces, la sangre menstrual es sangre descoagulada.

Durante la fase proliferativa, los folículos inician su desarrollo en los ovarios bajo la influencia de la FSH y la LH hipofisarias. La producción hipotalámica de GnRH es considerable. Un solo folículo en crecimiento (los otros son inhibidos hacia el final de esta fase) continúa produciendo cantidades cada vez mayores de estradiol, lo cual contribuye al desarrollo y la vascularización del endometrio. En el momento de la ovulación (liberación del óvulo) ocurren un repentino descenso en la concentración de estradiol y un incremento muy marcado en la de LH. Esto marca la transición de la fase folicular a la lútea. Uno de los efectos del brusco incremento del nivel de LH es la transformación del folículo roto en el **cuerpo amarillo** a través de una serie de cambios. Dicho cuerpo produce una pequeña cantidad de estradiol, pero básicamente secreta altas concentraciones de progesterona, la segunda hormona sexual femenina, a la cual se deben en buena medida los cambios relacionados con la fase lútea. El endometrio engrosado se vuelve sumamente glandular y ocurre un aumento del glucógeno. Estos cambios de maduración del útero lo preparan para la implantación y las secuelas del embarazo. Durante esta tercera fase del ciclo se produce muy poca GnRH. Uno de los efectos importantes de los niveles altos de progesterona es la supresión del desarrollo folicular en el ovario. De hecho, la progesterona es el ingrediente principal de las píldoras anticonceptivas, ya que su acción mantiene a la mujer en el estado postovulatorio, en el cual no hay formación de folículos.

Si no hubo embarazo, el cuerpo amarillo se desintegra hacia el final de la fase lútea (aproximadamente el día 21); poco después, el endometrio se degenera y comienza de nuevo el flujo de sangre. El límite entre las

fases lútea y menstrual está marcado por un notable descenso en la concentración de progesterona. Las concentraciones de las demás hormonas también son bajas en ese momento. Sin embargo, con la degeneración del cuerpo amarillo se produce una nueva acumulación de GnRH, de modo que al final de la menstruación se volverá a acumular estrógeno gracias a la acción de los folículos en desarrollo.

La palabra **menstruación** se deriva de un vocablo latino que significa "luna", ya que en muchas mujeres el periodo menstrual dura aproximadamente lo mismo que el mes lunar: 28 días. Dado que las mareas también tienen una periodicidad de 28 días debido a la influencia lunar, algunos biólogos afirman que la menstruación es el vestigio de un ciclo establecido cuando nuestros ancestros vivieron a orillas del mar y fueron influidos por las mareas. La menstruación se suspende durante el embarazo y desaparece poco a poco cuando las mujeres de edad avanzada entran en la **menopausia**, periodo en el que ocurre una reducción de la secreción de las hormonas que controlan el ciclo menstrual. La desaparición del ciclo menstrual en esta etapa de la vida no se relaciona necesariamente con una disminución del deseo sexual.

12.4 RESPUESTA SEXUAL HUMANA

Ambos sexos poseen un repertorio idéntico de respuestas fisiológicas durante la actividad sexual: **vasocongestión** y **miotonia**. La vasocongestión, consistente en el movimiento y la acumulación de sangre, ocasiona una dilatación sexual ventral en ambos sexos, erección primaria del pene o del clítoris, erección secundaria de los pezones y, además, el **fenómeno de lubricación vaginal**, en el cual la presión de la sangre agolpada fuerza el paso de líquidos sanguíneos a través de la pared vaginal, en cuya superficie interna se acumulan. Por miotonía se entiende la contracción muscular, frecuentemente espasmódica, que provoca las oleadas de contracción que recorren durante el orgasmo todo el aparato reproductor y el ano en ambos sexos, el estremecimiento de nalgas, brazos y piernas durante el climax y las contracciones menores, de naturaleza más superficial, llamadas en conjunto fenómenos postorgásmicos y que se observan durante la fase de resolución de la respuesta sexual.

La respuesta sexual consta de cuatro fases en ambos sexos. En un principio, los estímulos eróticos inducen una **fase de excitación** durante la cual la vasocongestión produce un mayor nivel de dilatación. En la **fase de meseta**, la excitación se sostiene en sus niveles máximos. Enseguida —y acompañada generalmente por una sensación fisiológica de que se trata de algo inevitable— sobreviene la **fase orgásmica**, en la cual las exquisitas sensaciones de desahogo van acompañadas de ia

mionía del orgasmo. En la **fase de resolución** ocurre el retorno al estado normal, después del cual es posible despertar de nuevo la excitación sexual.

A pesar de esta similitud básica, la manera en que los sexos responden es diferente. En las mujeres cada fase de la respuesta sexual tiende a ser más prolongada, de tal modo que la similitud cualitativa en la respuesta de hombres y mujeres es modificada por una diferencia cuantitativa. Estas diferencias en duración pueden dificultar el acoplamiento sexual de las parejas heterosexuales, sobre todo si se considera la posibilidad de que el varón alcance la resolución cuando su pareja apenas está en la fase de meseta.

Una segunda diferencia es que las mujeres tienen una variedad mucho mayor de respuestas postmeseta, incluyendo el orgasmo múltiple, el cual consiste en una oscilación entre las fases de meseta y orgasmo sin que intervenga la resolución. La respuesta sexual de la mayoría de los hombres pasa inevitablemente por cada uno de los pasos mencionados y estos ocurren siempre en el orden señalado. Al orgasmo siempre sigue la resolución y los varones de edad avanzada suelen tener periodos de resolución muy prolongados.

El primer signo de excitación sexual en el varón es la erección del pene. El primer signo de excitación sexual femenina es la lubricación vaginal. Durante el orgasmo de la mujer, la vulva adquiere una intensa coloración roja, un fenómeno reminiscente de lo que se observa en algunos primates inferiores.

El ciclo menstrual provoca fluctuaciones en los parámetros físicos y emocionales de la sexualidad femenina. En los varones, las fluctuaciones no están tan bien definidas.

12.5 ANTICONCEPCIÓN

Los seres humanos, a diferencia de los demás mamíferos, no tienen temporada específica de actividad sexual. Pueden copular en cualquier momento. Aunque el coito se relaciona por lo general con las funciones reproductivas, entre los seres humanos también sirve para mantener un vínculo permanente entre un hombre y una mujer.

EJEMPLO 6 El amor o los lazos de unión entre esposos se expresan a menudo a través de alguna forma de actividad sexual, por lo menos abrazos y besos si no es que teniendo coito en sí. La unión de la familia está garantizada si el interés sexual de la pareja se mantiene vivo todo el año. Dado que es muy posible de que la estructura familiar, caracterizada por la cooperación entre sus miembros y la adquisición de roles culturales especializados, incrementara las oportunidades de supervivencia de las primeras sociedades humanas, la tendencia a una expresión sexual constante pudo significar cierta ventaja evolutiva para el ser humano.

Si contemplamos la sexualidad desde un punto de vista más social que reproductivo, podremos ver que la prevención del embarazo sin perder la sexualidad (es decir, el uso de la anticoncepción) cubre ciertas funciones sociales. En el caso de muchos individuos, la actividad sexual reduce las tensiones derivadas de otros aspectos de la vida al mismo tiempo que proporciona intensa gratificación y refuerza los sentimientos de autoestima. Por estas razones, así como por la necesidad práctica de controlar el número de miembros de la familia, las técnicas anticonceptivas han ido siendo cada vez más aceptadas.

A los métodos más tradicionales se añadió una variedad de tecnologías relativamente recientes de anticoncepción.

En cuanto a eficacia, los mejores métodos anticonceptivos son: la **vasectomía**, intervención quirúrgicamente sencilla en la que se corta y liga el conducto deferente en un punto cercano a los testículos, y la **ligadura de oviductos**, procedimiento similar que se realiza en las trompas de Falopio. Los varones vasectomizados pueden copular, tener orgasmo y eyacular, pero su líquido seminal no contiene espermatozoides debido al bloqueo quirúrgico situado entre el epidídimo y el conducto deferente. En las mujeres, la ligadura de los oviductos o trompas de Falopio evita que el semen llegue al óvulo. Una vez efectuadas esas intervenciones, las personas no requieren ninguna otra precaución; sin embargo, su ventaja es que casi siempre son irreversibles. Por ello es sumamente necesario que la pareja reciba el consejo y la asesoría de especialistas antes de tomar esta decisión.

La **píldora anticonceptiva** es relativamente eficaz; quizá la aplicación cuidadosa de este método proporcione un grado de eficacia mayor. Puesto que la píldora debe ingerirse a intervalos regulares, para usarla es necesario un grado mínimo de cultura. Su costo, aunque no es excesivo, limita su aplicación en gran escala en los países en vías de desarrollo. Se informa que su empleo puede aumentar el riesgo de sufrir embolias.

El **dispositivo intrauterino** (espiral o asa) tuvo un uso muy difundido hasta que se observó un alto índice de infecciones y molestias, en especial con el tipo denominado escudo de Dalkon.

El **condón** se ha vuelto mucho más popular gracias a que, además de su función anticonceptiva, es eficaz en la prevención de enfermedades venéreas. Con la preocupación por la propagación del SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida) la popularidad de este método ha aumentado considerablemente, ya que evita el contacto con la sangre y otros líquidos corporales de la pareja durante el coito. El uso de los condones se recomienda especialmente en caso de actividad homosexual, sobre todo si hay penetración anal.

El **diafragma**, que se usa con una jalea espermicida, puede ser sumamente eficaz si el ginecólogo hace la

colocación con cuidado, de modo que haya un bloqueo total del orificio del útero. Con este método no se presentan efectos secundarios.

Existen pruebas estadísticas en contra de métodos como el uso de espumas vaginales, coito interrumpido, ritmo (se evita el coito en los días cercanos al momento de probable ovulación, que es cuando existe riesgo de embarazo) y la ducha vaginal. Hay un viejo chiste que podría aplicarse a cualquiera de estas técnicas: "¿Cómo se les dice a las personas que usan el ritmo como método de control natal?" Respuesta: "¡Papas!".

Se siguen realizando alentadoras investigaciones encaminadas al desarrollo de un anticonceptivo masculino basado en la inyección de derivados de la testosterona. Éste método evita la producción de espermatozoides. Además es un procedimiento que no requiere interferencias mecánicas durante el coito.

En algunos países comunistas se utiliza como medio para limitar el tamaño de la población un programa de **aborto inducido**, intervención directa que tiene como finalidad suspender el embarazo. El aborto también es muy común en occidente, pero al menos en Estados Unidos se ha levantado una creciente oposición basada en las enseñanzas de la iglesia católica, lo que ha conducido a una reconsideración jurídica de la práctica legal del aborto en ese país.

EJEMPLO 7 Ciertos temas de controversia, como el aborto y el grado en que es correcto aplicar medidas extremas para postergar la muerte de enfermos desahuciados, han despertado el interés del público por saber cuándo comienza realmente la vida y cuándo puede pensarse que ha llegado su fin. En la teología católica, la vida empieza cuando el espermatozoide penetra en el óvulo, pero para otros grupos religiosos ésta se inicia en el momento del nacimiento. Esto, obviamente, se relaciona con la controversia acerca del aborto. La calidad de la vida también ha sido examinada y algunos expertos religiosos aseveran que la mera posesión de funciones vegetativas, sin manifestación alguna de sentimientos y pensamientos, no justifica el mantenimiento artificial de la respiración, la circulación, etc.

12.6 PREFERENCIA SEXUAL

La libido o urgencia sexual es una propensión generalizada a realizar actividades que reduzcan la tensión, lo cual puede expresarse de diversas maneras. Es muy probable que la constitución genética, junto con la educación y las experiencias tempranas del individuo, determinen las preferencias sexuales de éste. Con frecuencia se habla de que el coito heterosexual es la expresión natural de las energías sexuales, pero también existen otras alternativas. Entre ellas están la **masturbación** (autoestimulación hasta alcanzar el clímax sexual), la homosexualidad (en

que los dos participantes son del mismo sexo), la **bestialidad** (actividad sexual con animales) e incluso la **abstinencia** (omisión total de la actividad sexual). En muchas sociedades se condenan severamente algunas de estas prácticas o todas ellas. En otros mamíferos también se observan masturbación y actividad homosexual, sobre todo en condiciones de estrés.

En uno de los primeros estudios sobre la actividad sexual de los varones (a finales de la década de 1940), Alfred Kinsey y sus colaboradores descubrieron que existe una gran variación, tanto en la naturaleza del desfogue sexual escogido como en el grado de actividad sexual realizada. Mientras que ciertas funciones fisiológicas, como la presión sanguínea y la concentración de azúcares en la sangre, se ajustan a parámetros definidos en los individuos sanos, la actividad sexual elude el establecimiento de normas. La población experimental citó repetidamente un mínimo de seis clases diferentes de desfogue sexual, diversidad muy difícilmente admitida en esa época de intolerancia hacia los aventureros sexuales.

12.7 DISFUNCIÓN SEXUAL

La satisfacción sexual y el éxito reproductivo dependen por igual de varios niveles funcionales. Para que un varón sexualmente excitado pueda llevar a cabo el coito, es indispensable que logre una erección. La imposibilidad de lograr o mantener la erección se denomina **impotencia**. Si bien es cierto que todos los hombres pueden sufrir periodos temporales de impotencia, hay preocupación médica en los casos de pérdida prolongada de la potencia sexual en ausencia de enfermedades debilitantes. En la mayoría de los casos, la impotencia tiene una causa **psicogénica**, es decir, una respuesta a conflictos emocionales o a una confusión psíquica. Dado que el sexo es una de varias funciones vegetativas (como comer y dormir) que exponen al organismo a peligros externos, cualquier indicio de amenaza a la integridad y la seguridad suprime esas funciones "de lujo" en tanto el organismo se prepara para "luchar o correr." Esta preparación para enfrentar el peligro se encuentra bajo el control del sistema nervioso simpático (Cap. 15) y por lo general anula las funciones vegetativas. De esta manera, en el sutil complejo de reacciones englobadas por la respuesta sexual, cualquier amenaza incluso imaginaria o proyectada, consciente o no, puede interferir en la realización de la actividad sexual. Sin embargo, no debe desecharse la posibilidad de una disfunción orgánica como causa del problema.

La imposibilidad de ser un padre biológico se llama **esterilidad**. Un varón estéril no produce espermatozoides o bien produce demasiado pocos como para que alguno de ellos pueda penetrar en un óvulo viable en el

oviducto. La esterilidad también puede estar relacionada con la presencia de espermatozoides defectuosos, sobre todo si el defecto perjudica la movilidad del espermatozoide. La impotencia y la esterilidad son fenómenos distintos; es decir, un varón impotente puede ser sumamente fértil. En tales casos, hay la posibilidad de obtener una muestra de semen con la cual se produce el embarazo de la pareja por **inseminación artificial**, que consiste en introducir el semen en el aparato reproductor femenino mediante una jeringa.

Una mujer estéril no produce óvulos o estos no pueden romper la superficie del ovario para llegar a las trompas de Falopio. En algunas mujeres, la esterilidad se debe a un bloqueo de los oviductos que impide la fecundación y que generalmente se relaciona con una inflamación crónica. Ciertas pruebas indirectas señalan que algunas mujeres producen factores letales que destruyen o inmovilizan los espermatozoides depositados en la región del cuello uterino. En las mujeres, la incapacidad de responder a los estímulos sexuales no imposibilita el coito, lo que sí sucede en el caso de los varones que no logran la erección. Sin embargo, la falta de receptividad por parte de la mujer hace que el coito sea menos placentero para ambos participantes.

La acumulación de tensión sexual es aliviada por un súbito e intensamente placentero relajamiento: el **orgasmo**. En el hombre, el orgasmo va acompañado de la eyaculación de semen. La incapacidad de llegar al orgasmo ha sido objeto de un intenso escrutinio, especialmente en el caso de las mujeres, y en general se considera como disfunción sexual. Un problema común en muchos hombres es la **eyeculación precoz**, en la que el orgasmo y la expulsión del semen ocurren en un lapso demasiado corto.

Entre los seres humanos, la expresión sexual es un complejo de respuestas físicas y emocionales..., una

"mezcla de fontanería y poesía". Las dificultades pueden surgir en cualquier aspecto. La disponibilidad de un número cada vez mayor de profesionales expertos en el área y la creciente disposición de muchas sociedades para abordar el tema de la sexualidad, reconociéndolo como un importante campo de autorrealización, han dado nuevas esperanzas a quienes sufren alguna disfunción sexual.

EJEMPLO 8 William Masters y Virginia Johnson iniciaron en 1954 una serie de estudios sobre la respuesta sexual humana en la Washington University Medical School de St. Louis, Missouri. Estos investigadores crearon un marco conceptual para poder comprender la sexualidad humana y diseñaron una serie de técnicas clínicas para tratar la ineptitud sexual.

Ya desde antes de trabajar con Johnson, Masters había descubierto la existencia del fenómeno de lubricación vaginal. Poco después se descubrieron otras respuestas fisiológicas, en la mayoría desconocidas por los ginecólogos. El grupo de investigadores exploró una variedad de inquietudes acerca de la sexualidad como un factor de complicación en presencia de otras enfermedades. Sus contribuciones han sido fundamentales en los campos de la fisiología comparada, la **otología** (estudio comparado de la conducta animal) y la disfunción sexual. Asimismo, fundaron centros que han tenido mucho éxito en la cura, en un tiempo relativamente corto, de disfunciones como la impotencia y la eyaculación precoz mediante procedimientos clínicos específicos.

Y quizá lo más importante de todo: Masters y Johnson lograron un profundo respeto para el estudio científico de la sexualidad humana e hicieron posible que muchas personas logran una solución satisfactoria a sus problemas sexuales.

Problemas resueltos

12.1 Describa algunos procesos asexuales de reproducción animal. ¿Cuál es la principal desventaja de esta forma de reproducción?

Ya hablamos del desarrollo partenogenético de los óvulos no fecundados como un mecanismo ordinario de formación de machos entre las hormigas y las abejas (Cap. 11); también vimos que la estimulación artificial de los óvulos del erizo de mar provoca el inicio de la segmentación. Si bien el óvulo es un gameto, el desarrollo de los óvulos no fecundados es un mecanismo asexual.

La **gemación** es un fenómeno común entre las esponjas y las hidras. Este mecanismo consiste en el desarrollo lateral de una porción de cuerpo del progenitor (yema), de la cual se derivará un nuevo individuo. En ocasiones la yema permanece adherida al progenitor, pero generalmente se desprende para iniciar una vida independiente.

En el phylum Phatyhelminthes ocurre un fenómeno llamado **fragmentación** mediante el cual algunos gusanos se dividen espontáneamente en varios fragmentos. Cada uno de tales fragmentos produce un nuevo gusano. Un fenómeno relacionado con la

fragmentación es la regeneración, que consiste en la restauración de partes corporales perdidas. Al parecer, este mecanismo compensa la pérdida accidental de órganos o estructuras externas. Sin embargo, entre los equinodermos (estrellas de mar, ofluroideos, etc.) se observa que la eliminación de un brazo y parte del disco central se traduce en la formación de un nuevo organismo a partir del brazo, de modo que este fenómeno es de fragmentación y regeneración al mismo tiempo.

La reproducción asexual es un mecanismo sencillo de producción de descendientes, pero tiende a reducir la variación que sirve como materia prima en el proceso evolutivo. Asimismo, tiende a eliminar la existencia de los progenitores, excepto en la gamación. En casi todos los organismos animales, la reproducción asexual es tan sólo un complemento de la reproducción sexual.

12.2 ¿Qué tienen en común los insectos y los mamíferos en cuanto al aspecto reproductivo?

A pesar de su evidente disparidad de origen, los insectos y los mamíferos son los dos grupos que mayor éxito han tenido en la conquista del medio terrestre. Ambas clases adquirieron por evolución, aunque en forma independiente, mecanismos que les permitieron evitar la pérdida de agua: los insectos mediante su exoesqueleto quitinoso prácticamente impermeable y los mamíferos a través de su complejo integumento cubierto por una capa de pluma o pelo. Con todo, es en las adaptaciones reproductivas en donde se aprecia una notable convergencia entre las estrategias de los insectos y los mamíferos.

En ambos grupos el pene, que es un tubo cerrado a través del cual pasan los gametos masculinos hacia el interior del aparato reproductor de la hembra, se ha convertido en un eficaz conducto del líquido seminal. En todos los insectos cuya reproducción implica la participación de espermatozoides se observa cópula. Existen varias especies en las que ya no hay machos, de modo que los óvulos se desarrollan partenogénicamente. (Lo mismo ha ocurrido en algunos grupos de lagartos y peces entre los vertebrados.)

Una de las principales modificaciones de la hembra de los mamíferos es el desarrollo interno de las crías y la evolución de la placenta. En varias especies de insectos, sobre todo entre las cucarachas y las moscas, la madre "pare" crías vivas. Sin embargo, este mecanismo no es paralelo al de los mamíferos, pues lo único que hace la hembra del insecto es conservar sus huevos dentro del aparato reproductor hasta que sus crías están listas para eclosionar. Las crías son expulsadas del aparato reproductor poco después de la eclosión.

12.3 En los peces y otros vertebrados no mamíferos los testículos permanecen dentro de la cavidad abdominal. Sin embargo, en los elefantes descienden durante la temporada reproductiva; en los

roedores, los murciélagos, los camellos y algunos simios sólo descienden durante la cópula. En los marsupiales (mamíferos con marsupio), la mayoría de los carnívoros y casi todos los primates, los testículos descienden de modo permanente. ¿Cuál es la explicación de estas variaciones?

Los mamíferos tienden a mantener una temperatura corporal de 37°C. Esa temperatura tan alta impide la producción de espermatozoides y también afecta la liberación y la movilidad de los espermatozoides. Por consiguiente, la mayoría de los animales de sangre caliente (homeotermos) tienen sus testículos afuera del cuerpo. Los vertebrados de sangre fría (poiquilotermos) no tienen este problema y pueden conservar los testículos dentro de la cavidad abdominal.

En los seres humanos, el descenso de los testículos puede presentar ciertas dificultades. Poco después del nacimiento, los testículos abandonan la cavidad abdominal y salen a través del conducto Inguinal, hueco preformado que atraviesa la gruesa pared muscular del cuerpo y comunica la cavidad del cuerpo con los sacos escrotales. Una vez que los testículos descienden, el hueco de la pared del cuerpo cicatriza pero persiste toda la vida como un punto relativamente débil de la musculatura. Con la presión de un movimiento repentino, un acceso de tos violenta o el levantamiento incorrecto de un objeto pesado, la cicatriz puede desgarrarse y provocar una hernia Inguinal. Si un asa intestinal queda atorada en el hueco abierto existe la posibilidad de que se suspenda el flujo de sangre hacia ese segmento, que se gangrena dando origen a una grave condición llamada hernia Inguinal estrangulada.

Si los testículos no descienden pueden presentarse varias consecuencias graves. Entre ellas cabe mencionar las siguientes: incapacidad del macho para desarrollarse sexualmente, inhibición generalizada del desarrollo corporal y esterilidad. El término médico que describe esta condición es criptorquidea, que significa literalmente "testículos ocultos". La palabra griega orquidea se refiere a los testículos; la flor del mismo nombre se llama así porque presenta en sus "raíces" unas protuberancias ovales que parecen testículos.

12.4 El ciclo menstrual comprende una intrincada interacción de varias hormonas. Ya se vio que la hormona liberadora de la gonadotropina estimula a la hipófisis para que secreta las hormonas foliculoestimulante y luteinizante, las cuales estimulan el desarrollo del foliculo y su transformación en el cuerpo amarillo. A su vez, el foliculo secreta grandes cantidades de estradiol, mientras que el cuerpo amarillo provoca un marcado incremento de la concentración de progesterona. Sin embargo, la retroalimentación negativa tiene un papel igualmente importante. Las altas concentraciones de estradiol inhiben el centro de estimulación de la

FSH del hipotálamo; asimismo, las altas concentraciones de progesterona inhiben los centros de estimulación de la FSH y, si no hay fecundación, también los centros de estimulación de la LH. Dado el momento en que ocurre la liberación del estradiol y la progesterona, ¿cuál cree el lector que sea la función de esta inhibición dentro del ciclo menstrual?

La producción de estradiol aumenta significativamente conforme uno de los folículos empieza a madurar más rápido que los demás. Puesto que ese folículo ya fue "elegido" y se está desarrollando, la función de la FSH ha quedado cumplida; por tanto, su inhibición por el estradiol es metabólicamente correcta. La inhibición del centro de estimulación de la FSH por la progesterona garantiza que las concentraciones de FSH no se eleven y den principio a otro ciclo. Si no hay fecundación, la progesterona empieza a inhibir el centro de estimulación de la LH. Puesto que la LH es necesaria para el mantenimiento del cuerpo amarillo, dicho cuerpo empieza a deteriorarse, lo que acarrea una consecuente reducción del nivel de progesterona. Los niveles más bajos de progesterona provocan la atrofia y el desprendimiento del endometrio. El abatimiento de los niveles de estradiol y progesterona deja en libertad al hipotálamo inhibido, el cual vuelve a producir una hormona liberadora de gonadotropinas y, de ese modo, comienza el nuevo ciclo.

12.5 ¿En qué se diferencian los ciclos estral y menstrual?

En los animales, las hembras en celo sienten un breve pero intenso impulso sexual durante la fase media del ciclo estral, pero fuera de ese periodo no son sexualmente receptivas; por el contrario, en las hembras con ciclo menstrual hay receptividad sexual en cualquier momento del ciclo. Desde el punto de vista físico, el estro prepara el aparato reproductor de la hembra para la cópula, mientras que el ciclo menstrual consiste en la compleja preparación del endometrio para la implantación de un óvulo fecundado. Por consiguiente, si no hay fecundación, se

reabsorbe cualquier engrasamiento preparatorio de la pared uterina ocurrido en los animales ostrales; por el contrario, en los animales menstruales el endometrio hipertrófico se desprende como flujo menstrual. Por último, los fenómenos del ciclo estral dependen de las influencias ambientales en mayor grado que los del ciclo menstrual.

12.6 En opinión del lector, ¿cuáles son los obstáculos más comunes que se oponen al uso de anticonceptivos?

Lo más probable es que la religión sea el principal obstáculo. La anticoncepción está formalmente prohibida en el catolicismo, el judaísmo ortodoxo y algunas sectas musulmanas. En esos tres casos, la prohibición se basa en el mandato bíblico que dice "creced y multiplicaos", el cual desalienta la separación de la actividad sexual respecto a la reproducción. Asimismo, la eficacia de los programas de control natal a gran escala se ve aminorada, en los países en vías de desarrollo, por la falta de educación popular en cuanto al uso correcto de las diversas técnicas anticonceptivas.

La incomodidad y el costo de las medidas anticonceptivas son otros dos factores.

12.7 La esterilidad y la impotencia son disfunciones sexuales del varón; sin embargo, sólo una de ellas ocurre en la mujer. Explique esto.

La esterilidad es una disfunción que afecta directamente a los gametos. En las mujeres, este problema puede deberse a la incapacidad para producir óvulos o a que los óvulos formados no pueden pasar a través de los oviductos. Asimismo, puede deberse a impedimentos de la fecundación; por ejemplo, la presencia, en el aparato reproductor femenino, de un medio mortal para los espermatozoides o la obstrucción de los oviductos por inflamación. Por el contrario, la impotencia se refiere a la incapacidad de realizar el coito. A diferencia de los varones, que para el coito deben tener erección penéana, los cambios físicos asociados con la respuesta sexual sana de las mujeres no son tales que su ausencia impida el coito.

Problemas complementarios

12.8 La heterogamia funcional y la isogamia estructural se observan en a) los seres humanos, b) *Ulothrix*. c) *Spirogyra*. d) *Hydra*. e) todas las opciones anteriores.

12.9 El amplexo de las ranas es un ejemplo de fecundación interna, a) Verdadero, b) Falso.

- 12.10 Los gametos se forman generalmente dentro de estructuras especializadas a las que se denomina gónadas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 12.11 Los penes más completos y eficientes se observan en las formas terrestres bien adaptadas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 12.12 Ciertas glándulas secundarias, por ejemplo las vesículas seminales, secretan la parte líquida del líquido seminal.
a) Verdadero, b) Falso.
- 12.13 La eyeculación del líquido seminal ocurre con una periodicidad de 0.8 segundos en los machos y las hembras por igual.
a) Verdadero, b) Falso.
- 12.14 Las hormonas que inician el ciclo menstrual se derivan del hipotálamo.
a) Verdadero, b) Falso.
- 12.15 Las altas concentraciones de progesterona dan por resultado una disminución de la hormona trópica LH. Este fenómeno se llama a) efecto en cascada, b) retroalimentación negativa, c) hermafroditismo, d) retroalimentación positiva.
- 12.16 ¿En qué método anticonceptivo es importante la existencia de bancos de semen? a) uso del condón, b) vasectomía, c) ligadura de oviductos, d) coito interrumpido, e) abstinencia.
- 12.17 Relacione los fenómenos del ciclo menstrual que se enumeran en la columna A con la frase correcta de la columna B.

A

1. Incremento repentino de la concentración de LH
2. Desprendimiento del endometrio
3. Altas concentraciones de progesterona
4. Formación del cuerpo amarillo
5. Secreción de estradiol por el folículo de Graaf

B

- a) Menstruación (flujo)
- b) Fase proliferativa
- c) Fase secretoria (lútea)
- d) Ovulación

Respuestas

- | | | | | | |
|-------|----|-------|----|-------|----------------------------|
| 12.8 | c) | | | | |
| 12.9 | b) | 12.12 | a) | 12.15 | b) |
| 12.10 | a) | 12.13 | b) | 12.16 | b) |
| 12.11 | a) | 12.14 | a) | 12.17 | 1—d; 2—a; 3—c; 4—d,
5—b |

Estructura básica y funcionamiento de las plantas vasculares

13

En el capítulo 13 estudiaremos el reino vegetal desde una perspectiva evolutiva. En este capítulo nos concentraremos en las estructuras de las plantas que lograron la transición del medio acuático al terrestre. Esas plantas son las **traqueofitas** o plantas vasculares, las cuales adquirieron evolutivamente un sistema de tubos de conducción. Esa red de vasos tubulares permite el transporte de agua y nutrientes de una parte a otra de la planta, disposición que libra a la mayor parte del vegetal de la necesidad de estar en contacto directo con el agua.

Entre las **divisiones** (grupos del reino Plantae equivalentes a los phyla animales) de las traqueofitas se encuentran las siguientes: **Psilophyta**, en la que no se observa diferenciación de células para formar raíces y hojas verdaderas y que poseen un sistema de conducción muy simple; **Lycopodophyta** o de los licopodios, cuyas células sí están diferenciadas en raíces, tallos y hojas; y **Sphenophyta**, a la que pertenecen los equisetos o colas de caballo. Estas tres divisiones tienen una banda sencilla de tejido vascular, sus espermatozoides son móviles y, para muchos botánicos, son los representantes de formas primitivas hoy extintas en su mayor parte.

Los helechos (Pterophyta), de los cuales existen más de 12 000 especies, son una división traqueofítica muy abundante cuyos miembros tienen hojas planas con una extensa superficie fotosintética. Es probable que el éxito de los helechos se deba a esa tendencia hacia la adquisición de una superficie foliar más amplia.

EJEMPLO 1 Las hojas típicas de los helechos (frondas) son estructuras grandes y muy ramificadas. La disposición pinada (a modo de pluma) de las partes de la fronda incrementa al máximo la superficie disponible para la fotosíntesis. Algunos botánicos consideran que la fronda de los helechos es un tallo modificado que aún está evolucionando hacia la hoja plana de las plantas con semilla.

La estructura interna de los helechos es muy similar a la de los órganos de una planta típica con flores. Consta de tubos de pared gruesa que conducen agua, llamados **xilema**, y de tubos de paredes más delgadas a los que se denomina **floema** y que transportan materia orgánica en sentido descendente, desde las hojas hacia el resto de la planta.

Aunque los helechos presentan xilema y floema, las células de sus tejidos no son tan especializadas o diversas como las de las **gimnospermas** (plantas con semilla pero sin flor) o las **angiospermas** (plantas con flor). Por otra parte, las raíces verdaderas de los helechos no son tan desarrolladas como las de las plantas superiores y su tallo es una estructura relativamente inconspicua, por lo general una extensión horizontal subterránea denominada **rizoma**. La mayoría de los helechos son plantas que tienden a ser pequeñas y cuyo esporofito, la parte más prominente, sólo vive un año en las regiones templadas.

Las plantas con semillas, divididas en gimnospermas y angiospermas, se diferencian de los helechos en dos aspectos importantes: producen semillas y poseen, en casi todos los casos, una capa de **cambium**, el cual es una estructura meristemática (capa de células indiferenciadas) capaz de producir continuamente tejidos secundarios. Esos tejidos secundarios pueden ser xilema, floema e incluso las células suberosas (de corcho) que protegen el tronco de los árboles. Las plantas con semilla han tenido tal éxito, que hoy día constituyen la mayor parte del mundo botánico.

EJEMPLO 2 En las gimnospermas, las semillas se encuentran alojadas dentro de conos abiertos (**gimnosperma** significa "semilla desnuda"), mientras que las semillas de las plantas con flores (los vegetales más abundantes) se localizan en el interior de una estructura cerrada, el ovario de la flor. *Angio* se deriva de una raíz griega que significa "vaso" y las angiospermas reciben ese nombre porque la base de muchas flores parece un vaso o cáliz que contiene las semillas. Una de las principales diferencias entre las gimnospermas y las angiospermas es que en estas últimas ocurre una doble fecundación (Cap. 11).

13.1 NUTRICIÓN VEGETAL

En el capítulo 6 se vio que durante la fotosíntesis, el dióxido de carbono atmosférico aporta el carbono y el oxígeno utilizados para la formación de carbohidratos. Eso

significa que la mayor parte de la masa vegetal, incluso la de los árboles más altos, se deriva literalmente del aire. Con todo, el suelo proporciona muchos nutrientes necesarios para las estructuras bioquímicas y los procesos de la planta.

MACRONUTRIENTES Y MICRONUTRIENTES

Los elementos minerales (elementos inorgánicos) que son necesarios en cantidades relativamente grandes se denominan **macronutrientes**. La mayor parte del nitrógeno es absorbida del suelo: este elemento constituye casi el 4% del peso seco de muchas plantas. Se descubrió que el potasio representa más del 5% del peso seco de algunas plantas. (Es frecuente que a las persona que necesitan complementar su alimentación con potasio se les recomiende comer ciertos frutos; por ejemplo, plátanos, albaricoques y naranjas.) El calcio constituye desde el 0.5 hasta el 3.5% del peso seco de una planta. Otros macronutrientes, entre los que se destacan el fósforo, el magnesio y el azufre, se encuentran a menudo en macromoléculas esenciales para la planta, como la clorofila y varias enzimas.

Los minerales que se necesitan en cantidades relativamente pequeñas se llaman **micronutrientes**. Entre ellos se cuentan: hierro, boro, cloro, manganeso y sodio. Otros elementos aparecen en cantidades tan minúsculas que se les ha dado el nombre de **elementos vestigiales**. A este grupo pertenecen el zinc, el cobre y el molibdeno. Aunque no están presentes en grandes cantidades, los micronutrientes y los elementos vestigiales son indispensables para procesos como la activación enzimática, el desarrollo de los cloroplastos y el metabolismo de otros minerales.

EL CICLO DEL NITRÓGENO

Las plantas, como las demás formas de vida, necesitan nitrógeno. Aunque cerca del 79% de la atmósfera está formado por ese elemento, las plantas no pueden tomarlo directamente del aire. Esto significa que se necesitan ciertos procesos intermedios para convertir el nitrógeno en formas utilizables.

Las **bacterias fijadoras de nitrógeno** sí pueden combinar el nitrógeno atmosférico con hidrógeno para formar iones de amonio (NH_4^+). También las **cianobacterias** (algas verdeazules) poseen esta capacidad. Luego, ese nitrógeno es liberado en el medio en forma de amoníaco, el cual puede ser absorbido y utilizado por las plantas. Otra posibilidad es que ciertas bacterias fijadoras de nitrógeno vivan en asociación mutualista dentro de nódulos especiales de plantas como el trébol, la alfalfa y otras leguminosas (frijoles y chícharos). Dichas bacterias fijan el nitrógeno y le proporcionan directamente a la

planta el amoníaco resultante. Ese amoníaco tomado por las plantas se convierte, por mediación de la enzima **nitrógenasa**, en aminoácidos y otros compuestos nitrogenados.

Vale la pena mencionar que hay formación de pequeñas cantidades de amoníaco en ciertos fenómenos físicos, como la actividad volcánica.

El amoníaco derivado de la fijación de nitrógeno puede pasar por otro proceso denominado **nitrificación**. En el primer paso, bacterias como *Nitrosomonas* convierten el amoníaco (o los iones de amonio) en nitritos (NO_2^-). Como los nitritos son muy tóxicos para las plantas, es necesaria una segunda conversión. Esta conversión la realizan otras bacterias, por ejemplo *Nitrobacter*, que transforman los nitritos en nitratos (NO_3^-). Puesto que las plantas con flores utilizan los nitratos con más facilidad que el amoníaco como fuente de nitrógeno, la nitrificación es muy importante para el mantenimiento de la flora del planeta.

También existe la posibilidad de formación directa de nitratos a partir del nitrógeno atmosférico mediante diversos procesos físicos; por ejemplo, los rayos y las reacciones que ocurren en la niebla fotoquímica.

La fijación de nitrógeno introduce nitrógeno *nuevo* al ciclo; sin embargo, la **descomposición** actúa sobre las fuentes orgánicas de nitrógeno, es decir, sobre el nitrógeno que se encuentra en el interior de los seres vivos. Esa segunda fuente de nitrógeno se basa en los desechos nitrogenados; por ejemplo, la orina, las proteínas y ciertos compuestos nitrogenados liberados por las bacterias y los hongos durante la degradación de la materia vegetal y animal muerta. Durante el proceso de **amonificación**, esos compuestos orgánicos se convierten en amoníaco; de este modo, el proceso de nitrificación, que se realiza en dos etapas, produce nitratos.

Parte del nitrógeno elemental regresa a la atmósfera mediante la acción de las **bacterias desnitrificadoras**, que actúan sobre los NO_3^- y los NO_2^- para producir N_2 .

Todos estos procesos —la introducción de nitrógeno elemental por fijación y nitrificación, el retorno de N_2 a la atmósfera por desnitrificación y el reciclaje del nitrógeno orgánico por degradación, amonificación y nitrificación— son los elementos del **ciclo del nitrógeno** (Fig. 13.1).

Cualquier relación biótica entre dos especies diferentes, como la que existe entre las bacterias fijadoras de nitrógeno y las plantas, se denomina **simbiosis**. Cuando ambos organismos se benefician, la relación se llama **mutualismo**, el cual es un tipo especial de simbiosis.

Las **micorrizas**, asociaciones íntimas de ciertos hongos con los sistemas radiculares de las plantas vasculares, son otro ejemplo de mutualismo. En la mayoría de los casos, los hongos penetran en las raíces y facilitan el paso de diversos nutrientes desde el suelo hacia

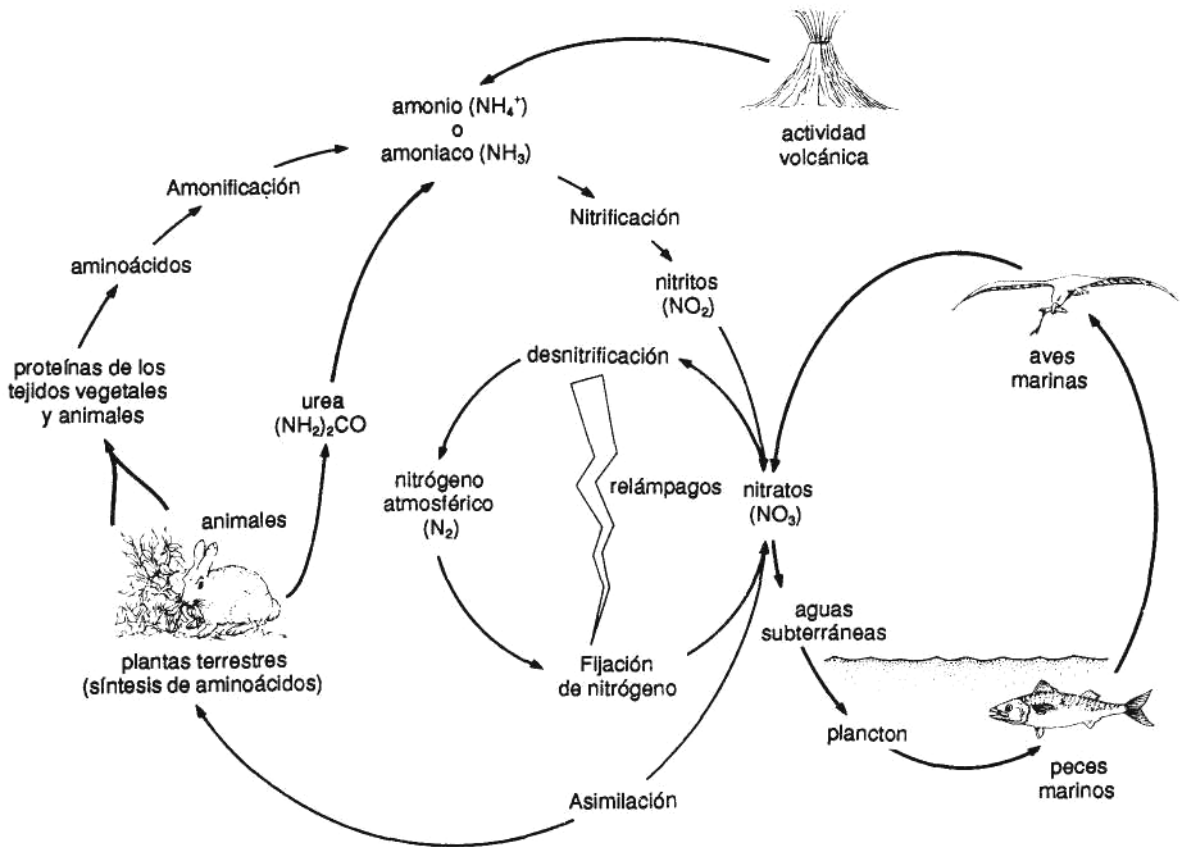


Fig. 13.1 Ciclo del nitrógeno

el sistema radicular de las plantas. Según parece, los hongos, incluso sin penetrar en las raíces, facilitan el ingreso de los nutrientes en el sistema radicular de las plantas. Esto es lo que sucede en el caso de los pinos y los álamos. A todas luces, la asociación de los hongos con los sistemas radiculares está muy generalizada, ya que abarca por lo menos el 75% de todas las plantas con semilla. Estas asociaciones [micorrizas también se observan en muchas plantas fósiles. Sin embargo, aunque este fenómeno es virtualmente universal, todavía no se sabe cómo es que los hongos aumentan la disponibilidad de los nutrientes minerales del suelo.

EJEMPLO 3 La horticultura consiste en el cultivo comercial de plantas en condiciones cuidadosamente controladas. Muchas de las plantas cultivadas por el horticultor dentro de invernaderos son exclusivamente para ornato. En el caso de esas plantas se descubrió que éstas, incluso cuando se encuentran en suelos ricos en nutrientes esenciales, no se desarrollan adecuadamente a menos que haya una infección micótica desde las fases tempranas del

desarrollo. Hasta los árboles jóvenes plantados en viveros cubiertos o al aire libre necesitan para su desarrollo un "empujoncito micótico".

RAÍCES

El agua y los nutrientes disueltos penetran en la planta a través de las raíces. Unas delgadas prolongaciones de las células de la superficie de la raíz, llamadas **pelos absorbentes**, son las que absorben realmente el agua y la pasan al tejido de conducción del interior de la raíz. Los factores que determinan el paso de sustancias hacia las raíces son la difusión, la osmosis e incluso el transporte activo. La naturaleza del suelo que rodea al sistema radicular afecta la cantidad de agua disponible para las raíces. Los suelos demasiado flojos o demasiado compactos no recuperan con facilidad el agua que perdieron a través de los sistemas radiculares.

Los sistemas radiculares que tienden a ser difusos y muy ramificados, como los de los pastos, se denominan **sistemas radiculares fibrosos**. Están particularmente

adaptados para anclar la planta al terreno y chupar el agua de un gran volumen de suelo. Un tipo radicular menos común es la **raíz profunda**, estructura principal carnosa que penetra en las capas profundas del suelo y que tiene muy pocas ramificaciones laterales. Este tipo de raíz se observa en plantas como la yuca, la zanahoria y el diente de león. Es muy frecuente que las raíces profundas sirvan como un importante órgano de almacenamiento de sustancias alimenticias. Las **raíces primarias** son las prolongaciones directas de la radícula (raicilla original) de la plántula, mientras que las raíces secundarias son ramificaciones de esa raíz original. De vez en cuando, las raíces se derivan de tejidos no radiculares; por ejemplo, el tallo y hasta las hojas. Esas raíces se llaman **adventicias** y su principal función es anclar otras partes de la planta.

El crecimiento longitudinal de las raíces (**crecimiento primario**) se debe a las divisiones celulares que ocurren en el **meristemo apical**, tejido proliferativo localizado en la punta de la raíz. Esa punta blanda está cubierta por una **cofia o caliptra** que la protege mientras penetra entre los duros bordes cortantes de las partículas del suelo (Fig. 13.2). Justo por detrás del meristemo existe una región de elongación celular, después de la cual se observa una zona de diferenciación más próxima al cuerpo principal de la planta. Es precisamente en la zona de diferenciación celular donde las células epidérmicas superficiales forman pelos absorbentes. Los pelos forman parte de un sistema activo en el cual los pelos más viejos se desintegran y son sustituidos continuamente por pelos nuevos. La principal superficie de absorción del sistema radicular está integrada por los pelos absorbentes

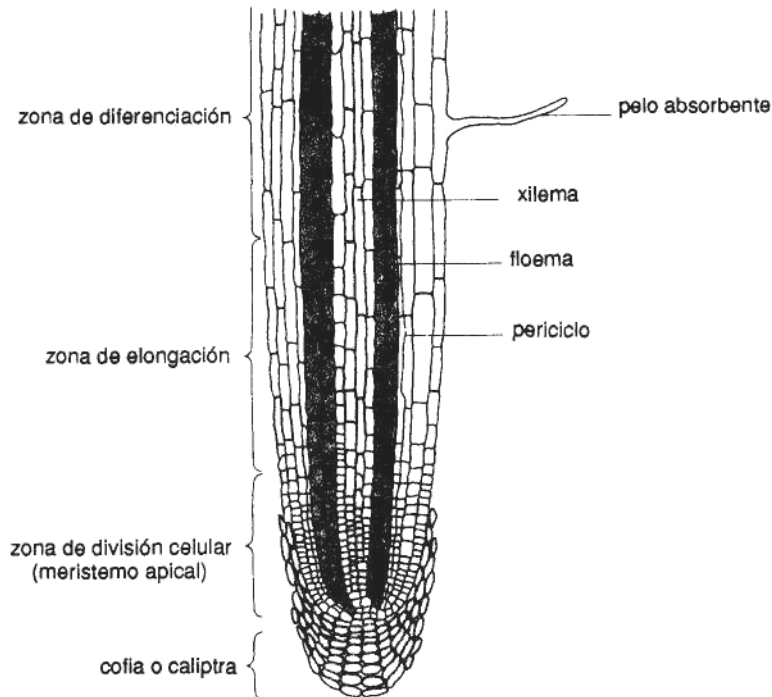


Fig. 13.2 La raíz

EJEMPLO 4 La planta de maíz cuenta con un prominente sistema de raíces adventicias que surgen de la parte inferior del tallo. Dichas raíces mantienen a la planta erguida (posición que, de no ser así, sería difícil de mantener dada la forma alargada de la planta). Las raíces adventicias también sirven para la diseminación horizontal de plantas como el árbol banyan de la India.

situados justo por detrás de la punta de la raíz en crecimiento.

En corte transversal, la raíz parece estar formada por una serie de anillos concéntricos (Fig. 13.3). El más externo es una capa de **epidermis** de una célula de espesor. Enseguida está un grueso anillo de parénquima llamado **corteza**. Dicha corteza puede contener también un poco de esclerénquima cerca de sus límites externos.

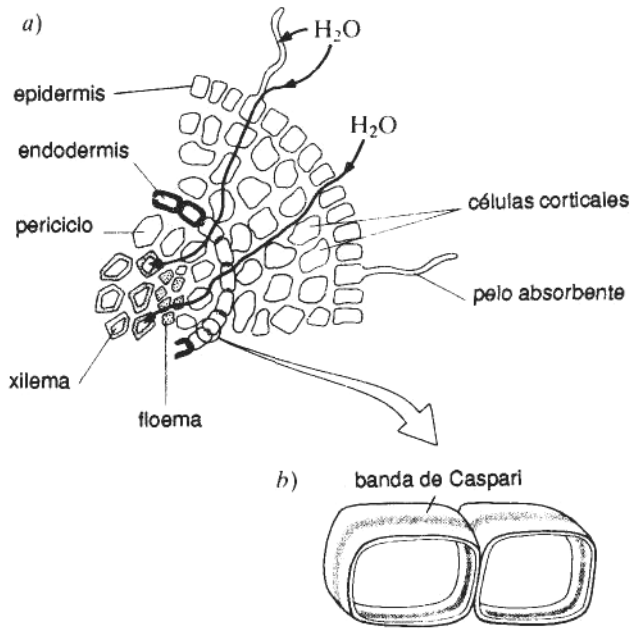


Fig. 13.3 Corte transversal de la raíz

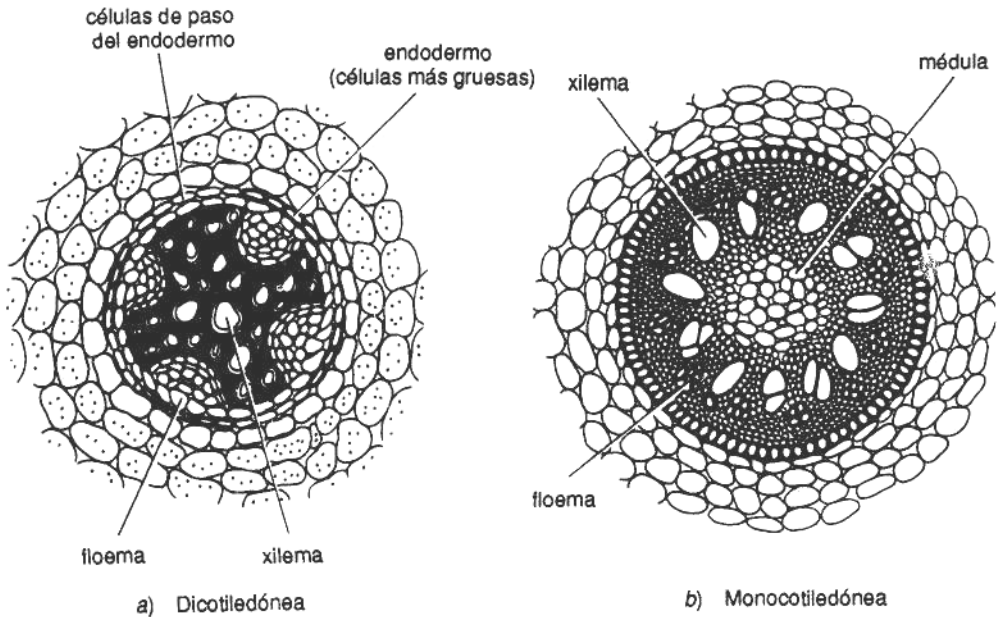


Fig. 13.4 Haz fibrovascular de la raíz

Las células de la corteza, que son redondas y están laxamente agrupadas, tienen paredes delgadas y eso facilita el paso de agua y minerales a través de ellas hacia el centro de la raíz. El agua también pasa con facilidad entre las células. En la corteza más vieja, esas células sirven para almacenar alimento. La capa más interna de la corteza es un anillo simple de células estrechamente unidas, el **endodermo**. Algunas células del endodermo tienen paredes notablemente más delgadas que las de otras; son las llamadas **células de paso** y su función se relaciona con el transporte de agua y minerales hacia la médula de la raíz, el **estele**.

El estele está delimitado por un anillo de células denominado **periciclo**. Estas células son meristemáticas; es decir, producen células secundarias. En este caso, se encargan de la formación del **xilema** y el **floema** secundarios, los dos tejidos relacionados, respectivamente, con el transporte de agua y de nutrientes. El periciclo también da origen a ramificaciones radiculares. El xilema y el floema son los principales componentes del haz fibrovascular o estele. La disposición de esos tejidos dentro del estele es muy diferente en las monocotiledóneas y las dicotiledóneas. (Fig. 13.4).

En un corte transversal de la raíz típica de una dicotiledónea herbácea, el xilema de paredes gruesas se observa en forma de cruz en el centro del cilindro fibrovascular, mientras que las células del floema se encuentran alojadas dentro de los brazos de la cruz. En una monocotiledónea herbácea típica, por ejemplo *Smilax*, el cilindro vascular está integrado por un núcleo central de células de pared delgada, la médula. En torno a la médula se observa una capa vascular de xilema y floema en tiras alternantes. Es fácil distinguir las células del xilema, ya que tienen mayor diámetro y presentan paredes muy gruesas y **suberizadas** (que contienen una resina impermeabilizante).

TALLOS

Una manera simplista de considerar el funcionamiento de las plantas es decir que las raíces absorben agua, minerales y hasta un poco de dióxido de carbono (en forma de HCCV) del suelo, mientras que las hojas utilizan esos materiales para elaborar los nutrientes orgánicos necesarios para la planta. Por tanto, el tallo podría verse como el órgano que conecta las raíces con las hojas. Sin embargo, además de eso, el tallo suele constituir la mayor parte de la planta, brinda sostén a las hojas, participa en la fotosíntesis (sobre todo en las plantas herbáceas cuyo tallo no se vuelve leñoso), transporta materias primas y productos fotosintéticos primarios y secundarios terminados y almacena materiales alimenticios.

El tallo y sus ramas, junto con el sistema foliar, constituyen la **parte aérea** o **vástago** de la planta. En las anuales, por ejemplo muchas herbáceas, la planta muere

después de una sola temporada de desarrollo, mientras que en las **bienales**, como la zanahoria, la parte aérea muere el primer año pero revive para tener una segunda temporada de crecimiento. En casi todas las plantas **perennes**, el tallo persiste durante todo el ciclo de vida y se va engrosando en cada temporada de crecimiento como resultado del crecimiento secundario del xilema y el floema. Si el tallo se conserva relativamente corto y presenta muchas ramificaciones en toda su longitud se considera que la planta es un **arbusto**. Las plantas perennes más altas, con troncos gruesos y poco ramificados en la base, se llaman **árboles**. En los arbustos y los árboles, el cilindro fibrovascular suele estar bien desarrollado y da resistencia longitudinal al tallo. En el caso de algunas plantas, el medio determina el tipo de crecimiento: la planta de ricino es herbácea en las regiones templadas, pero en los trópicos crece como un arbusto leñoso.

Todos los tallos tiernos son fotosintéticos, lo cual puede verse en su coloración verde. Las herbáceas presentan una capa superficial o epidermis ordinaria, pero en las plantas leñosas hay una capa externa de células suberosas (**corteza**) que constituye un escudo impermeable que envuelve al tronco. Unos orificios (poros) presentes en la corteza y llamados **jenticelas** permiten el intercambio de gases entre las células internas del tallo y la atmósfera.

Las hojas se encuentran unidas al tallo de un modo característico. El punto de fijación se llama **nudo**. El tramo de tallo que hay entre un nudo y otro constituye un **Internudo**. Por lo general, las hojas están fijadas al tallo por medio de un delgado pedúnculo llamado **peciolo**.

Los tallos crecen mediante estructuras proliferativas especializadas a las que se denomina **yemas** y que son los sitios de actividad meristemática apical. Las **yemas terminales** se encuentran en la punta del tallo y se encargan del crecimiento longitudinal de éste; las **yemas laterales** presentes en los costados del tallo producen ramas. Por lo general, esas yemas laterales se encuentran en el ángulo agudo (**axila**) formado por el peciolo de la hoja y el tallo, razón por la cual se conocen como **yemas axilares**. Las yemas pueden formar ramificaciones del tallo o bien se especializan para producir flores.

Los tallos pueden ser divididos en dos categorías muy generales: leñosos y herbáceos. Los tallos leñosos son característicos de los árboles y se observan por lo general entre las dicotiledóneas. Los tallos herbáceos se conservan flexibles y en muchos casos son fotosintéticos. Estos tallos son característicos de la mayor parte de las monocotiledóneas y de muchas dicotiledóneas. En corte transversal, la capa externa de un tallo herbáceo tiene epidermis (Fig. 13.5a y b). Enseguida está una delgada capa de corteza, dividida a menudo en colénquima cerca de la epidermis y parénquima en la parte interna. Aunque es un fenómeno raro, por debajo de la corteza puede haber una capa de endodermo. Enseguida viene el tejido vascular. Existen varias diferencias entre el tejido

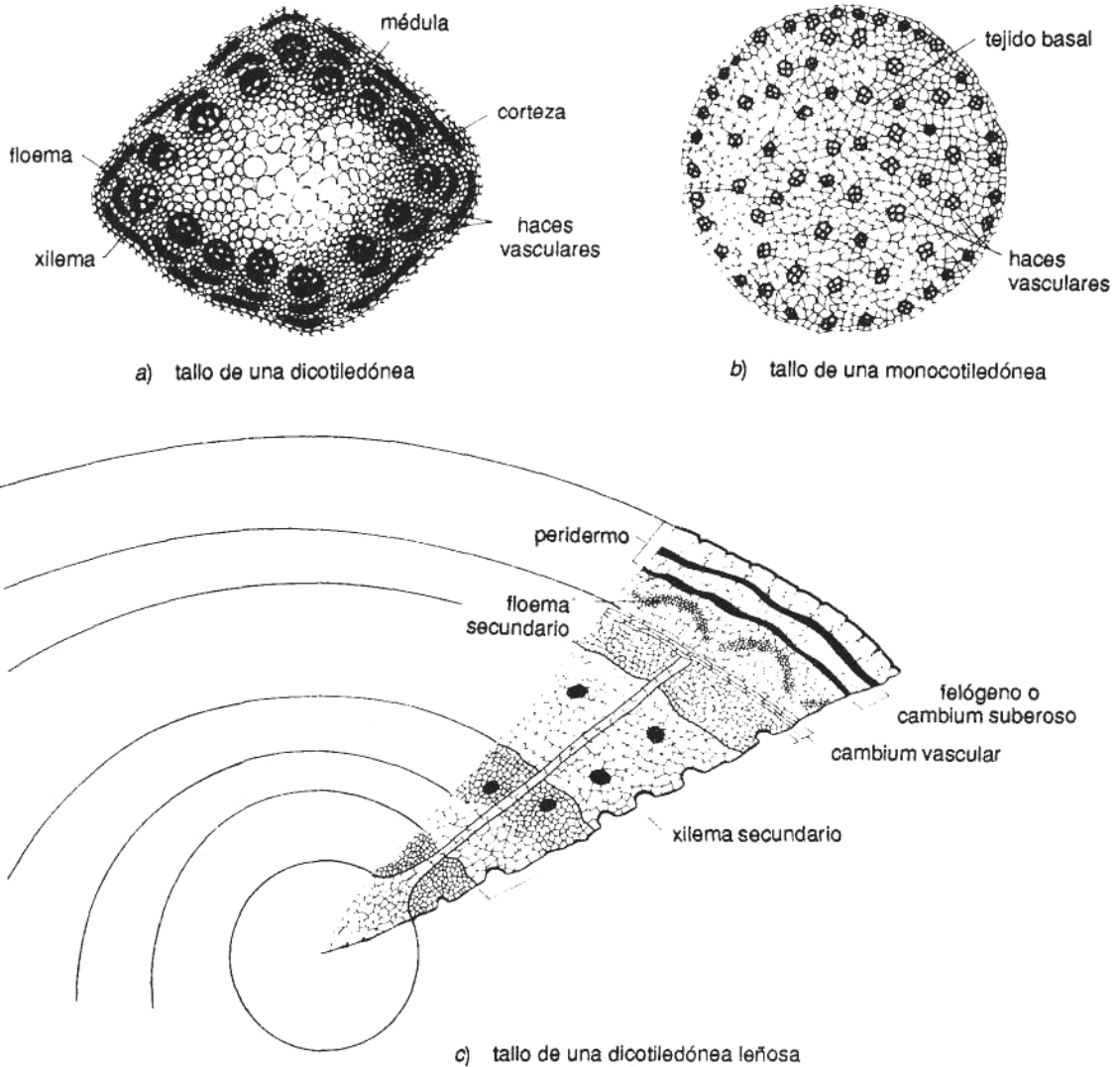


Fig. 13.5 Corte transversal del tallo

vascular de las dicotiledóneas y el de las monocotiledóneas. En las dicotiledóneas herbáceas puede haber un anillo de haces vasculares, cada uno de los cuales contiene una masa de floema en la periferia y una masa más voluminosa de xilema en el centro (Fig. 13.5a). Entre el xilema y el floema hay un tejido meristemático llamado cambium vascular. El centro del tallo está ocupado por la médula. En otros casos, en vez de los haces bien definidos existe un anillo de floema macizo alrededor de un anillo de xilema macizo y ambos anillos están separados por otro anillo de cambium vascular (Fig. 13.5c). En casi todas las monocotiledóneas, los haces vasculares

carecen de capa intermedia de cambium y se encuentran dispersos en el tallo, embebidos en un mar de células parenquimatosas que podrían ser consideradas corteza o médula (Fig. 13.5b).

Aunque el cambium vascular de algunas dicotiledóneas jamás llega a ser activo, en otras —principalmente las de tallos leñosos— el cambium produce células en uno y otro lado de sí mismo. Las que se forman en el lado cercano al centro se convierten en xilema (llamado **xilema secundario**), mientras que las células formadas hacia afuera del cambium se transforman en **floema secundario**. Así como el meristemo apical de las yemas

se encarga del crecimiento longitudinal (primario) del tallo, el cambium vascular produce los incrementos diametrales del tallo (llamado **crecimiento secundario**). La mayor parte del tronco de los árboles está formada por xilema secundario (madera). Además del xilema y el floema secundarios, el cambium vascular produce **rayos vasculares**, los cuales son capas de parénquima de paredes delgadas y de colénquima de paredes gruesas que forman canales radiales, semejantes a los rayos de una rueda, que atraviesan la madera y el floema. En el tallo joven, esos rayos permiten el flujo lateral de nutrientes; en los árboles viejos, alivian las presiones generadas por el cilindro xilemático en expansión.

Conforme el árbol madura y su diámetro aumenta, la epidermis y la corteza van partiéndose y descascarándose. En su lugar, una capa de células corticales que se volvió meristemática (el **felógeno** o **cambium suberoso**) empieza a producir **células suberosas**. Las células suberosas muertas forman la corteza externa (**peridermo**); el delgado pero funcionalmente vital floema constituye la corteza interna.

En los árboles viejos, la mayor parte del xilema se tapa con resinas, gomas y pigmentos, perdiendo su capacidad de conducción aunque sigue dando sostén al tronco. Esa madera vieja se llama **duramen**. El xilema más nuevo, que aún transporta agua y nutrientes, recibe el nombre de **albura**.

A través de la evolución han surgido muchos tipos de tallos, desde el tipo erecto ordinario hasta una variedad de formas que van desde tubérculos subterráneos hasta delgados zarcillos que se afianzan de estructuras sólidas presentes en el medio. Algunas de esas modificaciones constituyen mecanismos de **propagación**

vegetativa de la planta, es decir, de diseminación y multiplicación asexual de la planta progenitora.

Algunas plantas perennes tienen tallos que crecen lateralmente bajo el suelo. Esas estructuras se llaman **rizomas** y sus yemas terminales y laterales producen vastagos nuevos en cada temporada de crecimiento. De esta manera se establece una extensa red de tallos subterráneos provenientes de cada planta progenitora. La papa blanca, originaria de Perú y llevada después a Europa, es un ejemplo del resultado final de esa tendencia: el **tubérculo**. Los tubérculos son voluminosos **tallos** subterráneos que funcionan como importantes almacenes de alimento; dichos tubérculos ya no producen hojas directamente. Los **ojos** de la papa son yemas que asoman por una **hendidura**, la cual es una modificación reducida de una hoja.

Las fresas tienen un delgado tallo que crece fuera del suelo y en el cual aparecen nuevas plantas en diferentes puntos. Esos tallos se denominan **estolones**. El tallo de la parra posee modificaciones en forma de zarcillos que van enredándose a los árboles o a las espalderas y que permiten la expansión de la vid.

Los **bulbos** y los **cormos** son otra clase de modificaciones del tallo. En el caso de los bulbos (p. ej., el del tulipán), un tallo muy reducido y envuelto por gruesas hojas suculentas forma nuevas plantas en la siguiente temporada de crecimiento. Los cormos (p. ej., el del azafrán) están formados por tallos cortos y regordetes que contienen cantidades considerables de alimento pero carecen virtualmente de estructuras foliares internas. El corno también se observa en ciertas orquídeas.

En algunas plantas el tallo ha sustituido funcionalmente a las hojas. Por ejemplo, en algunas especies de

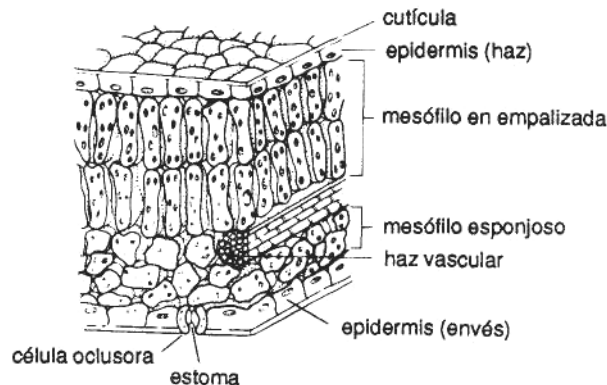


Fig. 13.6 Hoja

cactáceas una porción del tallo adopta la forma plana de una hoja. Estos tallos modificados se llaman **cladodios**. Asimismo, algunas ramas laterales de los tallos de ciertas plantas se modificaron para convertirse en espinas protectoras.

HOJAS

En general, las hojas son estructuras delgadas y planas cuya función es amplificar la capacidad fotosintética de la planta. Existen en toda una variedad de formas y tamaños, lo cual sugiere que además de la fotosíntesis poseen otras funciones.

EJEMPLO 5 Algunas hojas se convirtieron evolutivamente en escamas duras que protegen los delicados tejidos subyacentes de la yema. Las hojas de plantas como la zarzamora se transformaron en espinas protectoras. En la cebolla, los gruesos lóbulos concéntricos que sirven para almacenar azúcares son en realidad hojas de tipo escama. En ciertos casos, las hojas modificadas almacenan agua en vez de alimento. Quizá el colmo en cuanto a modificación foliar sean las hojas de ciertas plantas, como la *atrapamoscas*, que se convirtieron en un aparato para capturar insectos.

En corte transversal (Fig. 13.6), la hoja consta casi invariablemente de una epidermis superior (haz) y una inferior (envés). Debajo de la epidermis del haz hay una capa de **mesófilo en empalizada** formado por células columnares, al que sigue una capa de **mesófilo esponjoso**. Ambas capas mesofílicas están formadas por células parenquimatosas de pared delgada, con abundancia de cloroplastos y capaces de realizar una intensa actividad fotosintética. La epidermis del envés suele estar salpicada por **estomas**, pequeños orificios en forma de hendidura que se abren al exterior. Cada estoma está rodeado por un par de **células ocluseras** epidérmicas. Dichas células, a diferencia de las células epidérmicas normales que las rodean, tienen cloroplastos, característica relacionada con la función de regulación de la apertura y con el cierre del orificio estomatal. Por lo regular, la hoja está cubierta por una **cutícula** cerosa que es más gruesa en el haz que en el envés.

Las hojas tienen gran importancia económica para el hombre. Sintetizan el alimento que se almacena en las diversas partes de la planta, pero en algunos casos —col, coles, brécol, lechuga, apio, espinaca y cebolla, entre otros— también son ricas en materiales alimenticios. Varios tipos de fibras comerciales se obtienen de hojas; por ejemplo, el yute y el henequén. Lo mismo puede decirse de algunas drogas psicotrópicas; por ejemplo, tabaco, cocaína (de la planta de coca), digital y belladona. El té verde es una importante bebida en todo el mundo.

Una de las principales diferencias entre las hojas de las monocotiledóneas y las de las dicotiledóneas se observa en la distribución de las **venas** (haces fibrovasculares). En las dicotiledóneas, una vena principal, ubicada generalmente en el centro de la hoja, se ramifica formando una compleja red vascular intercomunicada que se conoce como **venación reticular**. En las monocotiledóneas se aprecia un patrón regular de **venación paralela**, en el cual las venas del mismo diámetro corren longitudinalmente manteniendo una posición paralela entre sí.

13.2 MOVIMIENTO DE AGUA Y MINERALES EN EL XILEMA

El xilema está formado en su mayor parte por dos tipos celulares principales: **traqueidas** y **vasos**. Las traqueidas son células largas y delgadas que presentan muchos **agujeros** finísimos en toda la superficie. Los haces de traqueidas forman un conducto ininterrumpido para el transporte de agua, ya que los líquidos pasan fácilmente de una traqueida a otra a través de los agujeros. Los vasos son de varios tipos y se supone que se derivan de traqueidas más primitivas. Algunos vasos tienen anillos (**vasos anillados**), lo que aumenta la resistencia del tubo a la tensión. En otras, las células se unen punta con punta y poco después se desintegran las paredes de sus extremos, de modo que se forma un solo tubo de gran longitud. Con la muerte de la célula, el xilema funcional pierde su citoplasma y, de esa manera, se convierte en un conducto perfecto para el transporte de líquidos. Las traqueidas (presentes en todas las plantas vasculares) y los vasos (que sólo existen en las angiospermas) tienen paredes laterales engrosadas que se impregnan con sustancias impermeables al agua y que dan rigidez al aparato tubular.

El agua y los minerales y gases disueltos en ella ingresan en la planta por los pelos absorbentes de la raíz. Puesto que la presión osmótica en el interior de esos pelos suele ser mayor que en el suelo circundante, sabe esperar un flujo continuo de entrada. Eso genera una fuerza de empuje en la región de la raíz denominada **presión radicular**. Dicha presión forma parte de la dinámica que da por resultado el desplazamiento de agua desde las raíces hacia el tallo y, en última instancia, hacia todas las partes de la planta.

Aunque los haces están dispuestos de modo diferente en las raíces y en los tallos, el flujo de líquido es continuo a todo lo largo del xilema de la planta. Como ya se mencionó, la presión de las raíces es un factor importante de ese flujo. Es probable que lo más significativo en cuanto al transporte de agua sea el **tirón transpiratorio** ejercido por las hojas, es decir, la presión negativa o succión creada por la evaporación de agua en la superficie

de las hojas. El empuje de las raíces y el tirón de las hojas actúan simultáneamente sobre una columna ininterrumpida de líquido, a menudo extraordinariamente larga, localizada dentro del sistema xilemático de la planta. Si se interrumpiera esa columna de agua, el resultado sería la suspensión total del transporte de agua, algo parecido a lo que sucede en un sifón al interrumpirse por un momento la columna continua de líquido que mantiene el flujo de agua de un compartimiento al otro. El mantenimiento de esa continuidad depende de las propiedades del agua, las cuales se estudiaron en el capítulo 2. Debido principalmente a la presencia de un gran número de puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua adyacentes, el grado de cohesión de dichas moléculas es extraordinario. En particular, la **adherencia** o atracción de las moléculas de agua respecto a las paredes del recipiente es muy fuerte gracias a la considerable tensión superficial del agua. Algunos investigadores opinan que la tensión superficial también contribuye al ascenso del agua dentro del tallo. Esas propiedades garantizan el movimiento continuo de las columnas de agua, dentro de cualquier conducto, desde el punto de entrada hasta el punto de salida.

13.3 TRANSPORTE DE SUSTANCIAS ALIMENTICIAS A TRAVÉS DEL FLOEMA

El floema se encarga de transportar hacia todas las partes de la planta las sustancias alimenticias sintetizadas en las hojas. En general, el flujo de materiales en el xilema y el floema adyacentes ocurre en sentidos contrarios, pero esa situación no es invariable. Puesto que las hojas abundan sobre todo en las regiones más distantes del tronco o el tallo, el flujo del floema ocurre comúnmente hacia el tallo y las raíces.

A través del protoplasma del floema se mueve una gran variedad de sustancias, pero principalmente sacarosa. A diferencia de las células del xilema, las del floema tienen que estar vivas para realizar su función de transporte.

Básicamente, existen dos tipos celulares en el floema: **células cribadas** y **células acompañantes**. Mediante la yuxtaposición de las células cribadas extremo con extremo se forman largas columnas llamadas **tubos cribados**. Las paredes celulares de esos extremos tienen muchos agujeros que permiten la formación de conexiones protoplásmicas entre una célula cribada y su vecina vertical. Esas paredes perforadas se llaman **placas cribadas**. También hay perforaciones en los costados de las células cribadas. Esta disposición de las células, formando largos tubos cribados, da por resultado el establecimiento de una red protoplásmica ininterrumpida dentro del floema.

Junto a las células cribadas se observan células parenquimatosas muy especializadas y de pared delgada a las que se dio el justo nombre de **células acompañantes**. Por lo general, al madurar las células cribadas pierden su núcleo y muchos de sus organelos, pero conservan el citoplasma conductor. La célula acompañante permanece intacta toda su vida y, muy probablemente, le brinda a la célula cribada los controles nucleares necesarios. También es factible que el ATP requerido para el funcionamiento de la célula cribada provenga de la célula acompañante, la cual puede considerarse una nodriza del aparato floemático.

Se tienen algunas pruebas de que, al sufrir la planta una lesión, las perforaciones de la placa cribada se sellan parcialmente. Es probable que en el proceso de sellado participe una baba de material proteínico que está dentro de las células cribadas y que se llama **proteína del floema (proteína P)**. Este fenómeno es análogo al cierre de compuertas en un barco averiado, lo cual tiene por objeto aislar los compartimientos del buque y evitar que éste se inunde por completo. Quizá intervenga también en el sellado de algunas porciones de la placa cribada un polisacárido denominado **callosa**.

En general, la sacarosa, la fructosa y los aminoácidos son transportados por los tubos cribados del floema, desde las hojas hacia el tallo y las raíces de la planta, mediante un proceso llamado **translocación**. Sin embargo, aún no se conocen por completo los mecanismos exactos de transporte y el sentido del flujo no siempre es el mismo en cada región particular de la planta.

Las partes del vegetal que contienen las mayores concentraciones de nutrientes orgánicos tienden a exportarlos y, de hecho, se dice que son **fuentes** de éstas. Los órganos de la planta que poseen bajas concentraciones de nutrientes orgánicos tienden a importarlos y, por tanto, se consideran **resumideros** de dichos materiales. En cuanto a la traslocación, una interpretación del concepto **fuentes a resumideros** se enfoca en la llamada **teoría del flujo a presión**. Según esta teoría, la alta concentración de azúcares o de otros solutos en un compartimiento fuente da por resultado la entrada osmótica de agua hacia ese compartimiento. A consecuencia de ello, la presión aumenta dentro del compartimiento y eso provoca la expulsión del líquido, junto con los solutos disueltos, hacia un compartimiento adyacente que no contiene altas concentraciones de solutos. Conforme los solutos van entrando en ese segundo compartimiento, también atraen el agua presente en las regiones circundantes y, de ese modo, el incremento consecuente de la presión hidrostática vuelve a empujar el agua y los solutos hacia un tercer compartimiento. Así, los solutos siguen induciendo un aumento de presión que fuerza el paso de los líquidos y sus solutos desde las fuentes originales hacia los resumideros originales. En efecto, existe un gradiente de sacarosa en el floema y el agua sirve para mover esos

solutos a lo largo de los tubos cribados ininterrumpidos. En realidad, el proceso global es muy complejo y en

varios casos puede haber transporte activo a través de las membranas de las células cribadas.

Problemas resueltos

13.1 ¿Qué característica significativa de los helechos los ha limitado como plantas terrestres?

El esporofita del helecho prospera muy bien en el medio terrestre porque posee tejido vascular, además sus raíces, tallos y hojas son adecuados. Sin embargo, dado que las plantas terrestres no sólo tienen que cuidar de sus estructuras existentes contra la pérdida de agua y funcionar en medio de una aridez relativa, sino además llevar a cabo sus fenómenos de reproducción en el medio terrestre, la falla del helecho ocurre en el nivel reproductivo. Su gametofito (protalo) depende del agua para sobrevivir y también se necesita agua para la migración de los espermatozoides móviles. Las plantas con semilla superaron esa vulnerabilidad del ciclo de vida del helecho mediante la incorporación del gametofito a los tejidos del esporofita y el surgimiento evolutivo del tubo polínico como mecanismo de migración del espermatozoide hasta el óvulo.

13.2 Casi todas las diferencias que hay entre plantas y animales pueden comprenderse mejor en términos del autotrofismo (autoalimentación) de las plantas en comparación con el heterotrofismo (dependencia del alimento) de los animales. Explique.

En cierto sentido, las plantas son los prósperos "burgueses" de la clase media del mundo vivo; plantan sus raíces en el suelo y se dedican a hilar y tejer en sus hojas los compuestos orgánicos necesarios para sobrevivir. Los animales deben "hurtar" de las plantas —o de otros animales que despojaron a las plantas— los materiales orgánicos que necesitan. El hecho evidente de que los animales tienen la facultad de locomoción, a diferencia de los hábitos sésiles de la mayoría de los vegetales, se explica con base en el mecanismo de obtención de alimento de cada grupo.

En el nivel celular, las plantas están equipadas para mantener su postura a pesar de los retos que les presenta el medio. La pared celular de cada célula coopera en la resistencia al esfuerzo cortante generado por los ventarrones, mientras que las elásticas fibras que corren a lo largo de los tallos impiden la rotura del tallo o el tronco erectos. El sistema radicular proporciona un medio estable de anclaje al suelo y los elementos xilemáticos de tallos y hojas ofrecen un fuerte soporte.

Dado que las plantas obtienen su alimento estando en su sitio permanente, no han adquirido los complejos sistemas musculares o nerviosos que se observan en los animales. En general, sus mecanismos de coordinación operan lentamente y se limitan al envío y recepción de señales químicas.

Existe el riesgo de que no lleguen a apreciarse en la medida correcta la complejidad y la condición tan evolucionada de las plantas, ya que los evaluadores humanos tienden a conceder demasiada importancia a los mecanismos neurales de coordinación. Sin embargo, los ecosistemas (Cap. 26) se definen principalmente en términos de sus especies vegetales. Además, la atmósfera que sostiene actualmente a los animales con metabolismo intenso no hubiera llegado a existir de no ser por las plantas verdes.

13.3 El zinc está presente en muchas enzimas que participan en el metabolismo de las plantas y, no obstante, éstas sólo contienen cantidades muy pequeñas de ese elemento. Dada la importancia funcional del zinc en la fisiología vegetal, ¿cómo es posible esto?

Aunque el zinc participa en muchas reacciones químicas, al ser parte de una enzima funciona como catalizador y no como reactivo, de modo que no es consumido en las reacciones. Dado que puede ser reutilizado una y otra vez y que, por tanto, no se agota, no se necesitan grandes cantidades de él.

13.4 La fijación del nitrógeno es una forma de simbiosis mutualista. ¿Por qué es provechosa para la planta? ¿Qué supone el lector que obtienen las bacterias a partir de esa relación? (Sugerencia: la molécula de N_2 es muy estable.)

Son muchos los factores que operan en contra de que la planta reciba del medio amoníaco y nitratos. Si hay una sequía, quizá no haya agua para transportar esos compuestos hasta las raíces de la planta; si el suelo está demasiado flojo o no tiene el pH correcto, los compuestos de nitrógeno pueden lixiviarse o no estar disponibles. En consecuencia, alojar en las raíces bacterias dispuestas a compartir su nitrógeno representa un beneficio obvio para la planta. Puesto que en el mutualismo ambos organismos se benefician, las bacterias también deben ganar algo. En este caso, su hospedero les proporciona el ATP

necesario para su mantenimiento y para fijar el nitrógeno. Eso es necesario porque el N_2 es una molécula muy estable y se necesitan grandes cantidades de energía para romperla. Las bacterias mutualistas presentes en los nódulos consumen cerca de la quinta parte del ATP producido por las plantas de chícharo.

- 13.5** En realidad, el ciclo del nitrógeno está integrado por dos ciclos. Explique.

En uno de esos ciclos, las bacterias fijadoras de nitrógeno extraen el nitrógeno elemental de la atmósfera, lo convierten en nitratos o en amoníaco y luego lo incorporan a moléculas orgánicas. Sin embargo, las bacterias desnitrificadoras actúan sobre los nitratos y nitritos para producir nitrógeno elemental, de modo que retornan N_2 a la atmósfera y así se completa el ciclo.

En el segundo ciclo, el amoníaco y los nitratos son incorporados a moléculas orgánicas. Durante el proceso de descomposición, esas moléculas son amoniacadas y luego nitrificadas a nitratos. Si estos son reabsorbidos por las plantas y reincorporados a moléculas orgánicas en vez de ser desnitrificados, se completa el segundo ciclo.

- 13.6** En algunos casos se siembra trébol para mejorar los suelos pobres en nitrógeno. Dado que el trébol también necesita nitrógeno, ¿cuál es la finalidad de este procedimiento?

El trébol mantiene una relación simbiótica con bacterias fijadoras de nitrógeno. Por consiguiente, la mayor parte de su nitrógeno proviene de la atmósfera y no del suelo. Si el cultivo de trébol es enterrado con la maquinaria agrícola, se incorpora al suelo el nitrógeno que éste obtuvo de la atmósfera y, de ese modo, el suelo obtiene un incremento neto en su contenido del elemento.

- 13.7** Como ya se vio, la capa celular más interna de la corteza de las raíces es la endodermis. Las células de esta capa simple están apretadas de tal modo que forman un anillo en el que prácticamente no hay espacios intercelulares. Asimismo, cada anillo de endodermo se une estrechamente a los anillos tisulares situados encima y debajo de él y, de esa manera, forma un denso cilindro de células. Dentro de su pared celular, cada célula endodérmica está circundada por una banda vertical de cera que corre paralelamente al anillo; esa banda es continua con las bandas cerosas de las dos células adyacentes a ambos lados, en el mismo anillo, y con las bandas de las células de los anillos situados arriba y abajo. Gracias a esa continuidad, las bandas son como un enorme empaque en cuyos orificios están empotradas las células del cilindro endodérmico, de modo que es

imposible el paso de agua entre las células endodérmicas adyacentes. Esa **banda de Caspari** cerosa circunda por completo el cilindro vascular. ¿Cuál supone el lector que sea la función de esta estructura?

Ya se vio que el agua, junto con cualquier sustancia disuelta en ella, puede fluir libremente entre las células laxamente unidas de la corteza. Sin embargo, debido a la banda de Caspari, el agua tiene que pasar a través de las células del endodermo en vez de hacerlo entre ellas. Gracias a la permeabilidad selectiva de sus membranas plasmáticas, las células endodérmicas actúan como filtros que impiden el ingreso de ciertos iones, moléculas voluminosas y toxinas presentes en el sistema de transporte situado afuera del haz vascular.

- 13.8** En la figura 13.5a se presenta el haz vascular del ranúnculo, una dicotiledónea. Alrededor del haz pueden apreciarse las células gruesas del endodermo y las células endodérmicas de paso, cuyas paredes son más delgadas. También se ve un claro patrón establecido entre esos dos tipos celulares y los componentes del haz vascular. Describa el patrón y explique por qué existe.

Las células endodérmicas gruesas pertenecen al floema, mientras que las células de paso se localizan más bien en los brazos opuestos del xilema. Como ya se vio, la banda de Caspari fuerza el agua que fluye hacia el estele a pasar a través de las células del endodermo. Las paredes delgadas de las células de paso hacen que éstas sean más aptas que las células de paredes gruesas para el transporte de agua y solutos hacia el estele. Puesto que el xilema transporta agua y nutrientes hacia el resto de la planta, es lógico que esté situado junto a las células de paso, las cuales lo abastecen de agua.

- 13.9** Las plantas del desierto y las que crecen cerca del océano ocupan hábitat muy diferentes y, sin embargo, presentan modificaciones muy parecidas, sobre todo en lo que respecta a las adaptaciones para retener el agua. ¿Cuál puede ser la causa de este fenómeno?

Desde luego, en el ambiente del desierto escasea el agua y las plantas desérticas presentan células de menores dimensiones, paredes celulares más gruesas y pocos estomas, los que además permanecen cerrados por periodos más largos. Estos cambios se relacionan con la adaptación primaria e incluso con la secundaria a la escasez de agua. Por otra parte, la hipertonicidad asociada con el agua de mar también amenaza con privar a las plantas del agua que hay en el suelo y en sus propios tejidos. Por tanto, no es sorprendente encontrar modificaciones similares en las plantas que crecen en las playas y las que crecen en el desierto, aunque en el caso de las plantas de

las playas los cambios en el aislamiento de las raíces pueden ser más importantes como medida de protección que las alteraciones en otras estructuras.

Las plantas adaptadas particularmente bien a las condiciones de aridez se llaman xerofitas (plantas secas). Dichas plantas suelen poseer un extenso sistema radicular que les permite aumentar al máximo la absorción de agua. Muy a menudo, sus hojas están reducidas al tamaño de escamas y sus estomas se localizan en el fondo de cavidades o están cubiertos por vellos a fin de evitar la pérdida de agua. De hecho, algunas plantas crecen en ambientes hipertónicos muy hostiles, como las marismas y otros hábitat salobres. Esas plantas se llaman halofitas (plantas saladas) y comparten muchas de las características de las plantas de los desiertos y las playas.

formas herbáceas o en los anillos ininterrumpidos del xilema y el floema de las formas leñosas perennes. En este último grupo, al cual pertenecen los árboles, en cada temporada de crecimiento se incorporan nuevas capas de xilema y floema. El xilema se convierte en madera, un material resistente y rico en celulosa, que brinda sostén al árbol o al arbusto y que funciona como el principal conducto de agua y minerales.

Las células del floema son delicadas y se desprenden del árbol o bien se integran a la corteza conforme va aumentando el diámetro del tronco año tras año. Las células del xilema, tanto las traqueidas como los vasos, permanecen intactas y marcan los acontecimientos de la temporada de crecimiento. Puesto que el xilema formado durante la primavera (albura de primavera) tiene células de gran diámetro con poco material fibroso intercalado, a diferencia del denso componente fibroso de la albura de verano, el crecimiento xilemático ocurrido durante cada temporada queda nitidamente separado del que corresponde al año siguiente. Cada anillo consta de una clara

- 13.10 Presente en forma tabular las diferencias anatómicas que se observan en los cortes transversales de la raíz y el tallo de una planta dicotiledónea.

Raíz

Carece de modula
El xilema y el floema se alternan
El xilema y el floema están restringidos al centro de la raíz
Periciclo
No hay rayos vasculares
Presenta endodermis
Banda de Caspari y células de paso
Corteza gruesa
Esclerénquima en la corteza externa
Epidermis
Peridermo insignificante o ausente

Tallo

Tiene médula
El floema está por afuera del xilema
El xilema y el floema secundarios se van expandiendo hacia la periferia
Cambium vascular
Hay rayos vasculares
Por lo general no presenta endodermis
Sin banda de Caspari ni células de paso
Corteza delgada
Colénquima en la corteza externa
Epidermis ausente en las dicotiledóneas leñosas maduras
Peridermo muy prominente

- 13.11 Con pocas excepciones, las monocotiledóneas carecen de cambium vascular. ¿Qué característica importante de las monocotiledóneas se explica con este hecho?

Puesto que no tienen cambium, las monocotiledóneas en general no presentan crecimiento secundario. Por tanto, suelen ser herbáceas de forma alta y esbelta.

región dividida en dos zonas, mientras que la temporada de invierno se caracteriza por la presencia de un espacio acelular entre uno y otro anillo de crecimiento anual.

Los anillos anuales permiten determinar la edad de un árbol, pero las características de cada uno de los anillos también sirven para conocer las condiciones ambientales que prevalecieron en un año determinado. En general, los anillos de mayor espesor indican que la precipitación pluvial fue más abundante en ese año.

- 13.12 A partir del centro, ¿cuál es el orden de los tejidos presentes en el estele del tallo de una dicotiledónea leñosa?

Médula, xilema primario, xilema secundario, cambium vascular, floema secundario y floema primario.

- 13.14 Si se quita una delgada capa de corteza de toda la periferia del tronco el árbol muere, pero labrarle una profunda cavidad en uno de sus lados no lo mata. ¿Por qué?

No debe olvidarse que la corteza contiene el floema en su región más interna. Por tanto, la eliminación de una tira periférica de corteza, por angosta que sea, interrumpe por completo el paso de los nutrientes orgánicos provenientes de las hojas y las regiones altas del tallo hacia el tallo inferior y las raíces. Eso

- 13.13 ¿A qué fenómeno se deben los anillos anuales del tronco de los árboles de las regiones templadas?

En todas las dicotiledóneas hay una delgada capa de cambium entre el xilema y el floema de los haces fibrovasculares abiertos que se observan en muchas

significa que las raíces y la porción inferior del tallo suspenderán sus funciones debido a la falta de alimento. En tales condiciones es imposible la supervivencia del árbol.

Por el contrario, una profunda cavidad labrada en uno de los costados del tronco interrumpe por completo el flujo de nutrientes en el floema y el flujo de agua en el xilema, pero sólo en la estrecha banda de elementos vasculares realmente destruidos. El resto del tronco sigue conduciendo los líquidos necesarios, junto con los azúcares y otros compuestos orgánicos sintetizados por las hojas. En algunos casos, los árboles sobreviven a pesar de que su duramen se pudra o se queme. Aunque esos traumatismos reducen el vigor general del árbol, al no interrumpirse la capacidad de éste para transportar nutrientes es posible su supervivencia.

- 13.15** Los estomas son diminutos orificios alargados, presentes en las hojas, que miden como máximo 0.0001 mm (0.1 μm) de ancho. Los estomas se concentran en el envés de casi todas las hojas y su abundancia relativa fluctúa entre 100 y 100 000 por centímetro cuadrado. Los estomas se encuentran delimitados por un par de **células ocluseras**, las cuales tienen el aspecto de dos salchichas combadas. Justo por encima del estoma y dentro de la hoja existe un amplio espacio aéreo. A diferencia de las otras células epidérmicas del envés de la hoja, las ocluseras contienen cloroplastos. ¿Qué mecanismo sugiere este hecho en cuanto a la apertura y el cierre de los estomas?

Las células ocluseras funcionan gracias a cambios osmóticos ocurridos en su citoplasma. Durante las horas diurnas, cuando las condiciones son óptimas para la fotosíntesis activa, las células ocluseras acumulan moléculas de **azúcar**. Dichas moléculas aumentan la presión osmótica, lo que se traduce en el ingreso de agua y en un incremento de la turgencia (presión interna) de la célula. Cuando las células ocluseras empiezan a hincharse, se apartan una de otra y de ese modo aumenta la abertura estomatal (poro). Esto permite la entrada de CO_2 y agua a la hoja y la salida de oxígeno, un producto secundario de la fotosíntesis. Por tanto, el interior de la hoja sólo se comunica con la atmósfera cuando ocurren los intercambios de gases necesarios para la fotosíntesis. Cuando las condiciones no son adecuadas para la fotosíntesis, las células ocluseras no producen azúcares y eso reduce su presión osmótica. Con la pérdida de turgencia y el consecuente relajamiento de las paredes de dichas células, éstas se colapsan parcialmente y ocluyen el orificio estomatal. Eso impide la pérdida de agua durante los periodos en que no hay niveles apreciables de fotosíntesis.

- 13.16** El metabolismo ácido de las crasuláceas (**CAM**, del inglés *crassulacean acid metabolism*) consiste en la entrada de dióxido de carbono durante la noche (a través de los estomas abiertos) y su rápida conversión en metabolitos como los ácidos málico e isocítrico. En plantas como las cactáceas, el proceso CAM es un elemento vital de la adaptación de la planta al medio desértico. Sugiera un mecanismo que explique esto.

Durante el día, cuando el calor seco del ambiente podría deshidratar el interior de la planta, los estomas permanecen cerrados. Sin embargo, el CO_2 absorbido durante la noche sale ahora de sus almacenes metabólicos y sirve para que se lleve a cabo la fotosíntesis.

- 13.17** Compare y contraste los mecanismos de transporte observados en el xilema y el floema.

Por lo general, el movimiento dentro del xilema ocurre en contra de la fuerza de la gravedad. Se supone que para ello son necesarios dos procesos. En la punta de las raíces, los pelos absorbentes succionan agua gracias a que son hiperosmóticos respecto al suelo circundante. Eso eleva la presión dentro de las células de la raíz y dicha presión empuja los líquidos en sentido ascendente a través de los tubos huecos del xilema. En el otro extremo, la transpiración de agua a través de los estomas de las hojas genera una presión negativa, la cual se traduce en un tirón o succión de la columna de agua a través de los tubos huecos del xilema. Algunos investigadores opinan que la **adherencia** —la tendencia del agua a trepar por tensión superficial en los costados de su recipiente— también interviene en el ascenso de la columna de agua. La cohesión generada por los puentes de hidrógeno formados entre las moléculas de agua evita el rompimiento de la columna de agua.

En general, el movimiento de líquidos y alimentos dentro del floema ocurre en favor de la gravedad; sin embargo, a diferencia de los tubos del xilema, los tubos cribados están llenos de citoplasma. Como sucede en el transporte xilemático, la osmosis también interviene en la generación de la presión necesaria para el desplazamiento de los líquidos; sin embargo, en vez de actuar solamente al inicio del proceso (como sucede en el xilema), la presión osmótica se transmite de una célula a la siguiente por todo el sistema. Conforme una célula absorbe agua, se acumula la presión y de ese modo el líquido es empujado hacia la siguiente célula, en la que vuelve a haber absorción osmótica de agua, aumento de la presión y empuje del líquido hacia otra célula más. Es probable que el transporte activo también intervenga en la generación de las presiones necesarias.

Problemas complementarios

- 13.18 El grupo con el mayor número de plantas en la actualidad es el de a) los lycopodios, b) los helechos, c) las gimnospermas. d) las angiospermas. e) ninguna de las opciones anteriores.
- 13.19 Las células ocluseras rodean a a) las tilosas. b) las placas cribadas, c) las células acompañantes, d) los estomas, e) las lenticelas.
- 13.20 El exceso de agua jamás puede dañar a una planta, a) Verdadero, b) Falso.
- 13.21 La ausencia de hierro puede evitar que una planta sintetice clorofila. a) Verdadero, b) Falso.
- 13.22 La teoría de la cohesión-tensión pretende explicar el mecanismo que permite el movimiento de columnas ininterrumpidas de agua y minerales disueltos a través de los elementos xilemáticos de la planta. a) Verdadero, b) Falso.
- 13.23 El meristemo apical produce tejidos primarios, mientras que la capa del cambium da origen a tejidos secundarios. a) Verdadero. b) Falso.
- 13.24 La transpiración es más rápida cuando los estomas de las hojas están cerrados. a) Verdadero, b) Falso.
- 13.25 Las células parenquimatosas constituyen la mayor parte del tejido de la corteza, de la médula y de los rayos vasculares. a) Verdadero, b) Falso.
- 13.26 El número de cicatrices de yemas terminales que se observa en una rama de cuatro años de edad debe ser igual al número de anillos de crecimiento presentes en el corte transversal de dicha rama. a) Verdadero, b) Falso.
- 13.27 No existe ningún tipo de suelo que sea ideal para todos los cultivos. a) Verdadero, b) Falso.
- 13.28 Los nódulos que se forman en las raíces de muchas leguminosas albergan bacterias capaces de fijar el nitrógeno. a) Verdadero, b) Falso.
- 13.29 Elija en la columna B el órgano que corresponda a las frases de la columna A.

A

B

- | | |
|--|--|
| <ul style="list-style-type: none"> 1. Contienen un mesófilo en empalizada 2. Poseen cutícula 3. Contienen un núcleo central de xilema en forma de X 4. En las monocotiledóneas, sus haces vasculares están dispersos en la médula 5. Se modifican para formar papas blancas | <ul style="list-style-type: none"> a) raíces b) tallos c) hojas |
|--|--|

Respuestas

- | | | |
|----------|----------|-------------------------------|
| 13.18 d) | | |
| 13.19 d) | 13.22 a) | 13.26 a) |
| 13.20 b) | 13.23 a) | 13.27 a) |
| 13.21 a) | 13.24 b) | 13.28 a) |
| | 13.25 a) | 13.29 1—c; 2—c; 3—a; 4—b; 5—b |

Interacciones de las plantas vasculares con su ambiente

14

Una característica de los animales son sus rápidas y complejas respuestas a los cambios ambientales (estímulos). Dichas respuestas están íntimamente asociadas con la forma de obtener el alimento entre los heterótrofos. Para obtener su alimento, un animal debe moverse con rapidez a diferencia de la sedentaria manufactura de nutrientes orgánicos que se observa en las plantas verdes. Sin embargo, las plantas también detectan cambios en su ambiente y reaccionan de maneras específicas ante ellos. Tales respuestas pueden ser movimientos (aunque por lo general no de locomoción), alteraciones del patrón de crecimiento, fenómenos relacionados con el desarrollo o cambios en el estado de ciertas estructuras especiales. Por lo común, dichas respuestas afectan a la planta entera y alteran su potencialidad global para resolver con eficiencia los retos ambientales, incluso a pesar de que sus respuestas parecen ser locales. Por tanto, las respuestas de una planta al medio son un aspecto de su integración, es decir, de la interacción de partes individuales que sirven al organismo entero.

14.1 TROPISMOS

Un tropismo es una respuesta de crecimiento invariable ante un estímulo ambiental y se observa en las plantas y los invertebrados primitivos. Se trata de un tipo de irritación relativamente sencillo. Irritabilidad es la capacidad de responder de un modo característico ante los cambios ocurridos en el medio. El complejo repertorio de respuestas voluntarias, a menudo sutiles, asociadas con la irritabilidad en los primates, ofrece una variedad mucho mayor de posibles ajustes al ambiente de lo que sucede en el caso de los tropismos, que son formas de comportamiento estereotípicas y limitadas.

Los tropismos reciben un nombre derivado del estímulo que los provoca y se clasifican como "positivos" cuando el crecimiento ocurre hacia el estímulo y como "negativos" si el crecimiento es en dirección opuesta a la del estímulo.

EJEMPLO 1 Las raíces de las plantas crecen hacia el origen de las fuerzas gravitacionales (centro del planeta). Por tanto, son geotrópicas positivas. Por el contrario, los vástagos o porciones aéreas crecen alejándose de la fuente de gravedad. Estas partes de la planta se caracterizan por ser geotrópicas negativas.

Las respuestas ante la gravitación (geotropismo), el agua (hidrotropismo), la presión, el tacto (tigmotropismo), etc. son indispensables para la supervivencia de la planta. En muchos casos ocurren simultáneamente varios tropismos.

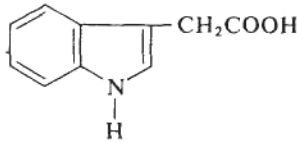
EJEMPLO 2 Se dijo que el vástago es negativamente geotrópico. Sin embargo, también es fototrópico positivo, ya que tiende a crecer hacia la luz. Dos tropismos pueden reforzarse entre sí o bien compiten uno con el otro hasta arribar a una respuesta de crecimiento intermedia.

14.2 HORMONAS VEGETALES

Es muy probable que los tropismos, igual que otros fenómenos que ocurren en la planta, sean mediados por hormonas vegetales. Una hormona es cualquier sustancia que se produzca en una parte del organismo y que ejerza profundos efectos metabólicos en otras partes de él al ir pasando por el sistema vascular. Las hormonas son mediadores químicos de funciones y formas de comportamiento y, en general, provocan respuestas relativamente lentas en comparación con las veloces respuestas neurales que sólo ocurren en los animales.

Una de las primeras hormonas descubiertas en las plantas fue la auxina, sustancia aislada y llamada así por Fritz Went en 1926. Aunque los experimentos de este investigador no fueron los primeros en sondear la influencia de las auxinas, se considera que son los más firmes.

La principal auxina natural de las plantas es el **ácido indolacético** (IAA, del inglés *indoleacetic acid*):



Aunque hay otras sustancias, como el ácido hidroxindolacético, que han sido asociadas con las acciones auxínicas, aún persiste la duda de si dichas sustancias se convierten en IAA y por eso tienen acción hormonal.

Las auxinas son muy importantes en una amplia variedad de formas de comportamiento y patrones de crecimiento de las plantas. Participan en: 1) la supresión de las yemas laterales del tallo, 2) el desarrollo de los sistemas radicular y aéreo, 3) el crecimiento de los frutos, 4) la caída de hojas y frutos (**abscisión**), 5) la división de las células del cambium y 6) el desarrollo de estructuras nuevas, como las raíces adventicias. Las auxinas ejercen sus efectos al presentarse en distintas concentraciones. Las concentraciones de auxina que estimulan el desarrollo de la parte aérea de la planta pueden ser muy diferentes de las concentraciones necesarias para la raíz. En algunos casos, la ausencia de auxina puede tener también un efecto determinado.

Hace más de 40 años, las sustancias de tipo auxina se producían en calidad de herbicidas. Esos compuestos actuaban principalmente sobre las malezas de hoja ancha y no destruían los pastos ni los cultivos agrícolas ordinarios. Su empleo para destruir las selvas en Vietnam se transformó en un tema muy controvertido cuando algunos científicos afirmaron que los herbicidas (p. ej., el Agent Orange y otros) provocaban cáncer y otras enfermedades de ese tipo en las poblaciones humanas expuestas a ellos. En las concentraciones usadas, esos herbicidas favorecen un crecimiento exagerado de la maleza y, finalmente, su muerte. Hasta la fecha se ignoran sus mecanismos de acción.

Las **citocininas** son una clase de hormonas que estimulan la división celular en las plantas. Estas sustancias interactúan con las auxinas para determinar la diferenciación de los tejidos meristemáticos. Las citocininas son necesarias para la formación de organelos como los cloroplastos y quizá participen también en la floración, el desarrollo de los frutos y el rompimiento de la latericia de las semillas.

Las citocininas fueron descubiertas en los laboratorios de cultivo de tejidos de Folje Skoog y colaboradores, en la University of Wisconsin. Originalmente fueron aisladas como productos de la degradación de los ácidos nucleicos de las plantas. En 1964, un equipo dirigido por el doctor D. S. Letham de Nueva Zelanda aisló de la semilla

de maíz la **zeatina**, compuesto al que actualmente se considera la verdadera citocinina activa. Aunque las citocininas trabajan junto con las auxinas, parece que su efecto se relaciona con la división celular, mientras que las auxinas parecen provocar elongación de las células individuales, principalmente a través del efecto que ejercen sobre la pared celular.

Las **giberelinas** son otra clase de hormonas presentes en las plantas. Asociadas originalmente con un hongo (*Gibberella fujikuroi*) que hacen que las plantas de arroz alcancen estaturas extraordinariamente grandes, ahora se han descubierto otras giberelinas en los propios tejidos de las plantas. Los japoneses, que a finales del siglo pasado fueron los primeros en notar lo que llamaron "enfermedad de las plantas tontas", han estudiado muy a fondo los efectos de las giberelinas sobre el crecimiento vegetal. Uno de los hechos más interesantes es que el marcado incremento de longitud del tallo asociado con esta clase de hormonas se puede apreciar mejor en las variedades enanas de las plantas. Debido a que en la revolución verde (un gran cambio ocurrido en las prácticas agrícolas de los países subdesarrollados encaminado a mejorar los rendimientos a través del uso de semillas mejoradas, fertilización del suelo con productos sintéticos y aplicación de plaguicidas en gran escala) se había insistido mucho en el uso de las cepas enanas del arroz y de otros cultivos básicos, las giberelinas pueden ser particularmente interesantes para las sociedades que dependen de estas innovaciones. Además de aumentar la estatura de la planta, las giberelinas también pueden alterar su vigor y su rendimiento nutritivo.

Como en el caso de las auxinas, los efectos de las giberelinas no se confinan a su influencia primaria sobre la elongación celular. También influyen sobre la formación de enzimas que hidrolizan el almidón, pueden romper la latencia de las semillas y provocar la formación de flores en condiciones que, en su ausencia, no producirían floración. Si bien es cierto que pueden mejorar la calidad de algunas plantas comercialmente útiles, su efecto sobre el vigor de la planta se considera negativo en general y esto limita sus aplicaciones agrícolas.

Las giberelinas se sintetizan de una manera muy parecida a como se forman las hormonas esferoides de los vertebrados. Por su estructura se parecen a los esferoides sexuales y puede decirse que su acción es fundamentalmente paralela. Atravesaban las membranas celulares con facilidad debido a que son solubles en lípidos y, al parecer, actúan activando genes específicos (desrepresión). Uno de sus principales efectos es la inducción de la actividad de las enzimas que degradan el almidón de la semilla.

El **etileno** es una hormona muy especial debido a que existe en forma gaseosa y no líquida. Esta hormona se relaciona en general con una maduración relativamente rápida de la fruta. La propia planta la sintetiza,

usualmente cuanto el fruto ya alcanzó sus máximas dimensiones. Pero también puede ser aplicada externamente para lograr la maduración artificial de la fruta, técnica que se emplea sobre todo cuando ésta se cosechó aún verde.

Varios de los cambios asociados con la **senescencia** (envejecimiento y degeneración) —como la abscisión de las hojas— también son mediados por el etileno. Algunos botánicos consideran que esta sustancia es el principal mensajero de la muerte o de la pérdida estacional de vigor que marca el fin de cada temporada de crecimiento. Es probable que también participe en el mantenimiento de la latencia y la resistencia al crecimiento una variedad de **Inhibidores**, no todos los cuales son hormonas primarias. Su acción complementa el efecto del etileno. Un inhibidor que se considera una hormona verdadera es el **ácido abscísico**.

EJEMPLO 3 El ácido abscísico no sólo induce latencia en las semillas, en las yemas y en las capas de cambium, sino además actúa como un tipo de hormona de estrés. Cuando las concentraciones de ácido abscísico son altas, los vestigios foliares más externos se convierten en escamas protectoras, aumenta la síntesis de resinas impermeables y se cierran los estomas como preparación para soportar condiciones de aridez. Asimismo, se demostró que el ácido abscísico también participa en la abscisión de las hojas y, de hecho, a eso debe su nombre. Todos los efectos de esta hormona sirven para preparar la planta en contra de condiciones adversas. El ácido abscísico es sintetizado por los cloroplastos, aunque también los meristemas apicales del vástago y la raíz lo producen en pequeñas cantidades.

14.3 FOTOPERIODICIDAD

Por **fotoperiodicidad** se entiende la capacidad de las plantas para responder a cambios en los periodos relativos de luz y oscuridad diarios. Ciertas respuestas específicas, por ejemplo la floración, son estimuladas en algunos casos por los periodos largos de luz, pero en otros lo son por los periodos cortos.

En términos de su respuesta de floración, casi todas las plantas pueden ser clasificadas en tres grupos: **plantas de día largo** (plantas de noche corta), que necesitan un periodo mínimo de luz, por ejemplo el betabel o remolacha y el trébol; **plantas de día corto** (plantas de noche larga), que sólo florecen cuando los periodos de luz diurna son inferiores a cierto nivel específico, por ejemplo el crisantemo y la ambrosia; y **plantas neutras**, cuya floración no depende de una duración crítica de los periodos de luz u oscuridad, por ejemplo el girasol y el tomate.

EJEMPLO 4 El betabel, el trébol y otras plantas de día largo florecen en el hemisferio boreal durante el verano, cuando los días son largos. Por el contrario, las plantas de día corto, como la dalia, florecen en primavera o en otoño, cuando los días son relativamente cortos y las noches, por tanto, muy largas. El girasol y el maíz son independientes de la fotoperiodicidad y florecen en cualquier época.

Según parece, el fenómeno clave en el estímulo de la floración no es la duración del periodo de luz ininterrumpida, sino la del periodo de oscuridad continua. Las plantas de día corto deben estar expuestas a un periodo **mínimo** de oscuridad. Si ese periodo de oscuridad es interrumpido, aunque sea por un breve lapso de iluminación, las plantas de día corto no florecen.

Por otra parte, las plantas de día largo tienen un límite **máximo** en cuanto al periodo de oscuridad necesario para que ocurra la floración; es decir, la oscuridad no debe exceder un número crítico de horas pues de lo contrario no hay floración. Si la noche larga es interrumpida por un destello de luz, estas plantas florecen porque no se rebasó el límite máximo de oscuridad.

La duración total de los periodos de oscuridad o iluminación necesarios para las distintas plantas de día corto o de día largo pueden variar considerablemente. Algunas plantas de noche corta tienen duraciones relativamente largas del periodo nocturno que no deben ser excedidas, mientras que algunas plantas de noche larga tienen periodos de oscuridad relativamente cortos que **deben ser** cumplidos o rebasados.

H. A. Borthwick y S. B. Hendricks descubrieron que las luces roja (660 nm) y roja lejana (730 nm) son las más eficaces para mediar la fotoperiodicidad. La luz roja es la más eficaz para interrumpir el periodo mínimo de oscuridad necesario para la floración de las plantas de día corto. Asimismo, la luz roja es el componente más eficaz del espectro para inducir la floración durante la exposición de las plantas de día largo a la luz. Por el contrario, la luz roja lejana tiene los efectos exactamente opuestos. Además, los efectos de la exposición a la luz roja pueden ser nulificados mediante una exposición subsiguiente a la luz roja lejana y, en gran medida, esto también ocurre en sentido inverso.

Borthwick y Hendricks plantearon la hipótesis de que la mejor manera de explicar este fenómeno era la existencia de un pigmento que actuara como fotorreceptor. Ese pigmento, al que dieron el nombre de **fitocromo**, también debía existir en dos formas alternativas. Una de ellas (P_r) absorbe la luz roja, mientras que la otra (P_f) absorbe el rojo lejano. Algunas pruebas obtenidas en fechas recientes sugieren que el fitocromo es una proteína conjugada (Cap. 3) cuyo grupo prostético le confiere las propiedades receptoras necesarias. Estas dos formas del pigmento sólo se diferencian en cuanto a las posiciones de dos átomos de hidrógeno (Fig. 14.1).

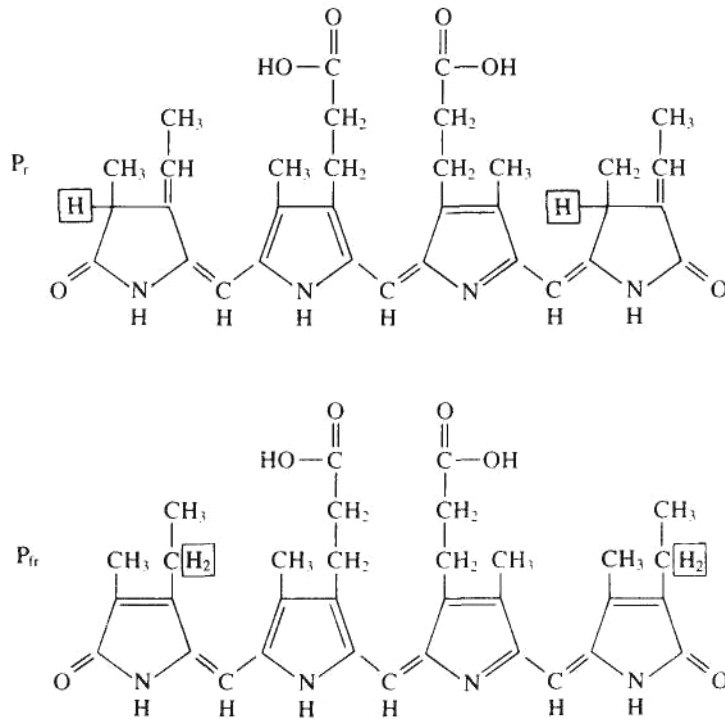


Fig. 14.1 Fitocromo

En principio, el fitocromo es sintetizado en su forma P_r . Sin embargo, al absorber luz roja se convierte en la forma P_r^* . A su vez, el P_r^* absorbe luz roja lejana para volver a constituir la molécula P_r más estable. En vista de que el P_r tiene mayor estabilidad, en la oscuridad el P_r se transforma otra vez en P_r^* ; además, existe la posibilidad de una degradación espontánea o como resultado de una catálisis enzimática. Dado que la luz roja predomina durante el día, en condiciones de iluminación casi todo el fitocromo está en la forma P_r . Por el contrario, durante la noche la concentración de P_r^* es baja. Por tanto, es fácil suponer que las proporciones de esas dos formas del pigmento permiten que la planta distinga entre la noche y el día.

Sin embargo, la determinación de la **duración** de los periodos nocturnos o diurnos por la planta es mucho más compleja. Quizá implica una interacción entre el fitocromo y el mecanismo cronométrico interno presente en casi todas las células vivas. Los relojes biológicos existen como ritmos endógenos (internos) de actividad más o menos intensa y, en general, siguen un ciclo circadiano (es decir, de 24 horas). El sistema del fitocromo sirve para marcar los periodos de oscuridad y de luz; sin embargo, no parece funcionar como medida de la duración de

éstos. Es factible que los dos mecanismos operen juntos para permitir a la planta la detección del tiempo que pasa realmente en la luz o en la oscuridad.

La cadencia de los relojes biológicos parece deberse a ciertas alteraciones del funcionamiento de la membrana. Pudiera ser que algunas de las características de permeabilidad de las membranas, tan importante para el metabolismo celular, también se relacionen con alteraciones de la estructura proteínica o, por otra parte, con cambios en la concentración o en las características de los fosfolípidos de la membrana. Los fitocromos, independientemente de su forma específica, pueden cambiar el punto de arranque del reloj mediante una alteración de las características de la membrana celular. De este modo, la fotoperiodicidad puede ser regulada en última instancia al nivel de dicha membrana.

La fotoperiodicidad no existe nada más en las plantas. En grupos biológicos que incluyen desde los insectos hasta los mamíferos, incluso los primates, los ciclos de luz y oscuridad pueden iniciar desplazamientos migratorios, alterar los estados emocionales, iniciar los fenómenos sexuales y los patrones de cortejo y estimular la metamorfosis. Desde luego, los mecanismos hormonales relacionados con estas respuestas animales son muy

diferentes de los que median la floración de las plantas, aunque sí es posible que haya semejanzas en las longitudes de onda que controlan la periodicidad en ambos tipos de organismos.

14.4 ENFERMEDADES DE LAS PLANTAS

Puesto que todas las plantas comunes necesitan agua, luz y varios nutrientes para desarrollarse y crecer en forma óptima, la ausencia o escasez de cualquiera de esos factores en el medio pone en peligro la salud y la supervivencia de la planta. Si las plantas son cultivadas sin luz, se vuelven demasiado largas y no producen clorofila. En tal caso, se dice que están **etioladas**.

Muchas plantas adquieren una coloración amarillenta cuando no producen clorofila en cantidades suficientes. Esta patología, denominada **clorosis**, se debe por lo común a la escasez de nutrientes minerales en el suelo. La escasez de hierro es una de las principales causas de clorosis.

Las plantas pueden sufrir enfermedades infecciosas ocasionadas por virus, bacterias u hongos. Además de las graves pérdidas económicas que infligen estas enfermedades vegetales a los agricultores, las hambrunas resultantes de un fracaso agrícola pueden ocasionar inanición y muerte de miles de seres humanos. A mediados de la década de 1840, cerca de un millón de personas murieron en Irlanda a consecuencia de una epidemia de tizón que destruyó los cultivos de papa. Esa misma epidemia fue causa de la emigración masiva de irlandeses hacia Estados Unidos ocurrida en aquella época.

En ocasiones, el ataque de un hongo a los cultivos de monocotiledóneas como el trigo, el centeno, la cebada y la malta provoca un rarísimo fenómeno social. Este hongo, conocido como **cornezuelo del centeno**, produce

sustancias que alteran el estado de ánimo de las personas y que, además, pueden ser ingeridas por quienes consuman el grano infectado e incluso los productos alcohólicos obtenidos de éste. Durante la Edad media ocurrían en Europa oleadas de psicosis masiva (ergotismo), las cuales también pudieron suceder en fechas más recientes debido a la contaminación del pan y de otros productos obtenidos del grano. Por otra parte, del grano infectado por el cornezuelo del centeno se obtienen productos médicamente útiles; por ejemplo, el ergotrato. Ésta y otras sustancias similares son poderosos vasoconstrictores muy útiles para controlar hemorragias, aliviar los dolores de cabeza asociados con la migraña y estimular las contracciones uterinas.

En todo el mundo, los cultivos de trigo han sido destruidos ocasionalmente por hongos llamados **royas**. Ciertos virus provocan **enfermedades del mosaico**, las cuales pueden destruir muchos cultivos de verduras y frutas. La aspersion con ciertos compuestos ha tenido un éxito razonable en cuanto se refiere a impedir la diseminación generalizada de algunas de estas enfermedades infecciosas.

Las plantas también pueden presentar anomalías de desarrollo. Dichas anomalías son más evidentes en las plantas que se encuentran en cultivo tisular. Cuando sufren alguna lesión suelen formar masas de un material amorfo, con muy poca diferenciación celular llamadas, **callos**. También pueden aparecer tumores y hasta cánceres vegetales, que se difunden por toda la planta en forma de una invasión amorfa de tejido envolvente bien diferenciado. Las **agallas** son proliferaciones celulares de la planta inducidas por parásitos y que, en general, están bien organizadas. Las **agallas de la corona** son tumores inducidos por bacterias y su grado de diferenciación suele ser menor que el de otros tipos de agallas.

Problemas resueltos

14.1 Darwin descubrió que una cubierta en forma de vaina que envuelve a la punta de casi todos los pastos, llamada **coleoptilo**, es particularmente sensible a la luz. Cubriendo las diversas partes del coleoptilo con materiales opacos, demostró que es la punta de esa estructura lo que se necesita para provocar la respuesta fototrópica. Darwin postuló que, de alguna manera desconocida, la luz que incidía sobre la punta del coleoptilo hacía que un factor descendiese desde ahí hacia las partes inferiores del retoño.

Una generación después, Dañe P. Boysen-Jensen cortó el coleoptilo cerca de su punta y puso una delgada rebanada de gelatina entre dicha punta y el retoño cortado. Si luego se iluminaba el retoño por uno de sus lados, el lado opuesto crecía más, de modo que el retoño se doblaba hacia la luz.

En 1926, Went cortó el coleoptilo de plántulas de avena y los puso durante una hora o más, con la base hacia abajo, sobre bloques de agar (Fig. 14.2). Luego, puso esos bloques sobre

plántulas de avena etioladas a las que les había quitado previamente la punta y descubrió que las plántulas reanudaban su crecimiento. Y lo más importante de todo: observó que si los bloques eran colocados en posición descentrada los retoños crecían hacia el lado opuesto.

¿Qué conclusiones acerca del fototropismo

supone el lector que se extrajeron a partir de estos experimentos?

La mejor interpretación de estos resultados es que hay una sustancia difundible que desciende desde el coleoptilo hacia las células inferiores. Esta sustancia hormonal recibió el nombre de **auxina**. Al principio se

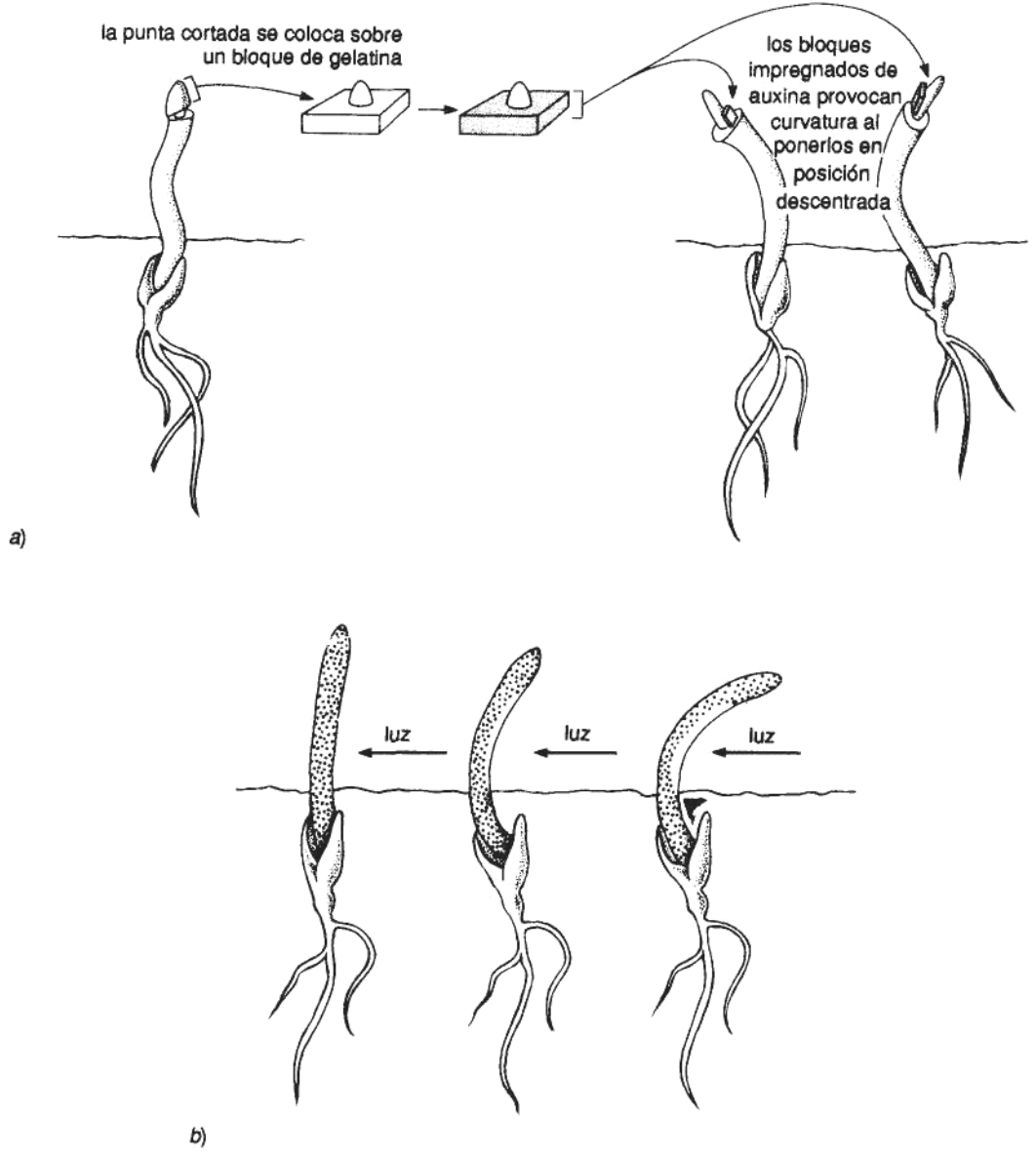


Fig. 14.2 El experimento de Went con las plántulas de avena

pensó que la auxina se desplazaba hacia abajo y no horizontalmente. Se suponía que la luz destruía la auxina presente en el lado expuesto a la luz, de modo que la concentración de esa sustancia sería mayor en el lado "oscuro". Puesto que la auxina produce alargamiento de las células, la mayor concentración de auxina en el lado oscuro producía el torcimiento de la planta hacia la luz.

En la actualidad se sabe que la auxina también puede desplazarse lateralmente dentro de la planta. En el caso del fototropismo, la luz produce una distribución dispereja de la auxina en vez de destruirla selectivamente. Es sorprendente lo poco que se sabe acerca del mecanismo de movimiento de la auxina a través de la planta y, por desgracia, lo mismo puede decirse en cuanto a las moléculas que poseen propiedades auxínicas. Es probable que ciertas alteraciones de la permeabilidad de la membrana, así como de los mecanismos de transporte activo, intervengan en la distribución de la auxina.

Una hipótesis en cuanto al mecanismo que permite a las auxinas alargar las células de la planta se enfoca en la presencia de receptores en dichas células, los cuales fijarían la auxina e influirían sobre el flujo de iones de hidrógeno a través de la membrana celular. Luego, los cambios de pH ocasionados por la entrada de iones hidrógeno activarían enzimas que alteran la rigidez de la pared celular y que facilitan su estiramiento. Se tienen algunas pruebas de que la auxina puede actuar de modo más directo para incrementar la concentración celular de ciertas enzimas y proteínas estructurales.

- 14.2 En la naturaleza, las auxinas hacen que el ovario se convierta en fruto, lo cual sucede generalmente después de la fecundación y de la formación de semillas. ¿Cómo supone el lector que se han utilizado las auxinas para engañar a la naturaleza con el fin de producir comercialmente algunas frutas?

En las plantas tratadas con auxina, el ovario se convierte en fruto sin necesidad de que haya fecundación y formación de semillas. Los jitomates sin semilla son un ejemplo de estos frutos inducidos con auxinas.

- 14.3 Sugiera algunos mecanismos que hagan evidente la importancia de los inhibidores en cuanto a la supervivencia de las plantas.

Los inhibidores son particularmente importantes para la supervivencia de las plantas superiores en las regiones templadas del mundo. Dichas plantas entran en **latencia** durante el difícil periodo invernal o mientras las condiciones son insuficientes para sostener a una planta activa. Por lo común, las semillas no empiezan a germinar sino después de ser expuestas al frío y de volverlas a poner a una temperatura moderada. La interrupción de la latencia y el inicio del cre-

cimiento dependen de que la actividad metabólica intensa quede libre de la inhibición.

En las regiones desérticas, las semillas contienen inhibidores que pueden ser "lavados" mediante un prolongado remojo. En condiciones naturales, ese remojo sólo puede ocurrir cuando ha caído suficiente lluvia para garantizar que la semilla en germinación tiene un mínimo de probabilidades de supervivencia. Esta situación es análoga a la que se observa en ciertas plantas no desertícolas, en las cuales un periodo prolongado de frío debe preceder a un periodo de calor para que se interrumpa la latencia.

- 14.4 Por qué cree el lector que la presencia de un pedazo de fruta podrida en un frutero favorezca la rápida maduración y pudrición del resto de la fruta?

La hormona etileno no sólo provoca maduración, sino también, en un tiempo relativamente corto, el reblandecimiento, el oscurecimiento y la licuefacción asociados con la putrefacción. Una vez que empiezan la maduración o la pudrición, ocurre una rápida formación de grandes cantidades de etileno. Puesto que los gases son muy móviles, el etileno se disemina con rapidez por todo el recipiente y provoca algo así como una reacción en cadena de putrefacción y mayor producción del gas.

Aunque se considera que el etileno es una de las principales hormonas relacionadas con la senescencia, en ciertas circunstancias también estimula el crecimiento de la planta y puede influir sobre la floración de algunas plantas semitropicales.

- 14.5 En muchas plantas, el patrón inicial de crecimiento da por resultado la formación de un compacto botón. En determinadas circunstancias, esa configuración compacta y achaparrada produce repentinamente flores con tallos sumamente largos. Esta inusitada elongación del tallo antes de la floración se llama **floración longicaule**. ¿Qué hormona supone el lector que pudiera ser la causa de este fenómeno?

Las giberelinas son los agentes causales de la floración longicaule en particular y del alargamiento extremo de los tallos en general. Aunque las giberelinas se relacionan comúnmente con patrones de desarrollo raros o patológicos de las plantas, también interactúan con las auxinas para regular la producción del xilema y el floema secundarios por el tejido del cambium.

- 14.6 El investigador soviético M. H. Chailakhian fue uno de los primeros en explorar la posibilidad de controlar la floración mediante una hormona específica durante la **fotoinducción** (el inicio de la floración como resultado de regímenes específicos

de exposición a la luz). En sus experimentos, efectuados en 1936, este científico trabajó con crisantemos, los cuales son plantas de día corto (noche larga). Lo primero que hizo fue eliminar las hojas de la mitad superior de las plantas, pero dejó las de la mitad inferior. Luego, mediante un aislamiento adecuado, expuso la mitad inferior y sus hojas a un régimen de días cortos (noches largas), mientras que la mitad superior defoliada era expuesta a un régimen de días largos. La planta empezó a florecer. Cuando Chailakhian invirtió el tratamiento, de modo que la mitad superior defoliada recibiese el régimen de días cortos (noches largas) y la mitad inferior con todas sus hojas recibiera el de días largos, las plantas no florecieron. ¿A qué conclusiones piensa el lector que el investigador arribó con base en sus resultados? Puesto que la parte de la planta que contenía las hojas era la que tenía que ser expuesta al ciclo de iluminación adecuado, Chailakhian concluyó, lógicamente, que la fotoinducción es mediada por la síntesis foliar de una hormona de floración. Esa hormona recibió el nombre de **florigeno**. Por desgracia, y a pesar de que se tienen sólidas pruebas de su existencia, esa hormona jamás ha podido ser aislada ni analizada.

Las pruebas que permitieron confirmar la acción del florigeno se obtuvieron mediante experimentos de injerto con la ajonjera, otra planta de día corto. Si se injertan dos ajonjeras una en la otra y luego se les separa por medio de un tabique estanco a la luz, el tratamiento de una de esas plantas con el ciclo apropiado de día corto hará que ésta florezca y que poco después empiece a florecer la segunda planta, la cual no recibió desde luego el estímulo lumínico adecuado. Basta con estimular un pequeño número de hojas de la planta de día corto para que ocurra este efecto. A pesar de que no ha sido posible aislar el florigeno, se han acumulado pruebas de que esta sustancia hipotética puede ser inhibida activamente por los fotoperíodos no inductores.

14.7 Si el fotoperiodo crítico de una planta de día corto es de 13 horas de iluminación, ¿cree el lector que florecerá al exponerla a 15 horas de luz diurna?

Las plantas de día corto requieren un periodo mínimo de oscuridad para florecer. Por tanto, en condiciones naturales podría decirse que tienen un periodo máximo de iluminación diurna y que si ese límite se rebasa las plantas no florecen, ya que no dispondrán de suficientes horas de oscuridad en su periodo de 24 horas. En este ejemplo, el periodo mínimo de iluminación diurna es de 13 horas, de modo que cualquier periodo superior a ese límite no permitirá que la planta se exponga a las horas necesarias de oscuridad. Por consiguiente, no florecerá cuando esté expuesta a 15 horas de iluminación.

14.8 Suponga que una planta de día corto tiene un fotoperiodo crítico de 14 horas de iluminación. Diga si florecerá o no en las siguientes condiciones: 1) 15 horas consecutivas de luz de día por 9 horas de oscuridad; 2) 12 horas consecutivas de luz de día por 12 horas de oscuridad; 3) 13 horas consecutivas de luz de día por 11 horas de oscuridad, pero con un destello de luz roja lejana aplicado a las 18 horas; 4) 12 horas consecutivas de luz de día por 12 horas de oscuridad, pero con un destello de luz roja aplicado a las 18 horas y seguido por un destello de luz roja lejana; y 5) 10 horas de luz de día seguidas por 14 horas de oscuridad con un destello de luz roja a las 17 horas.

1. La planta no florecerá porque no dispondrá del periodo mínimo de oscuridad necesario.
2. La planta florecerá porque recibirá el periodo mínimo de oscuridad necesario.
3. La planta florecerá porque recibirá el periodo mínimo de oscuridad necesario. La luz roja lejana acelerará la transformación del P» en P, y, por tanto, su único efecto será apresurar un proceso que de cualquier manera ya estaba ocurriendo durante las horas de oscuridad.
4. La planta florecerá porque recibe el periodo mínimo de oscuridad necesario. Aunque el primer destello de luz, debido a que es rojo, forzará a la planta a volver a iniciar su cuenta cronológica de las horas de oscuridad, el destello de luz roja lejana invertirá ese efecto anulándolo.
5. La planta no florecerá. El destello de luz roja la obligará en cierto sentido a reanudar la cuenta de las horas de oscuridad y, dado que ese destello ocurre a las 17 horas, después sólo hay 7 horas de oscuridad, las cuales son insuficientes para la planta (que necesita 10 horas por lo menos).

14.9 En general, se acepta que la transformación del P, en P» es el mecanismo que permite a la planta detectar si hay luz u oscuridad. Las altas concentraciones de P, le informan a la planta que hay luz. Sin embargo, este mecanismo no explica cómo la planta puede medir las horas de oscuridad transcurridas. Una hipótesis afirma que la proporción relativa de P, y P, es lo que da esa información a la planta. La luz diurna ocasiona una rápida transformación del P, en P». Puesto que debido a su inestabilidad el P, se convierte lentamente en P, en la oscuridad, la razón P_r/P_t será cada vez mayor conforme transcurra el periodo nocturno. También se demostró que el mecanismo cronométrico de la planta es independiente de la temperatura.

¿Este último dato apoya a la hipótesis o se opone a ella?

Puesto que la transformación del P_r en P es un fenómeno químico, debería depender de la tempera-

tura. La observación de que el mecanismo cronométrico de la planta no depende de la temperatura sugiere que la tasa de transformación *no* es el factor que le sirve a la planta para cuantificar el tiempo transcurrido.

Problemas complementarios

14.10 Relacione las hormonas de la columna B con las frases descriptivas de la columna A.

A

1. Induce senescencia
2. Mantiene la dominancia apical
3. Influye sobre la hidrólisis de los almidones
4. Existe en mayores concentraciones en el lado oscuro del retoño
5. Es causa de la floración longicaule
6. Mantiene la latericia

B

- a) Etileno
- b) Ácido abscísico
- c) Giberelinas
- d) Auxinas

14.11 La planta usa el fitocromo para detectar los patrones de luz y sombra.
a) Verdadero, b) Falso.

14.12 Las plantas etioladas no sintetizan suficiente clorofila.
a) Verdadero, b) Falso.

14.13 La clorosis tiene por causa una concentración de demasiado baja de dióxido de carbono.
a) Verdadero, b) Falso.

14.14 Un virus fue causa de la llamada hambruna de la papa, ocurrida en Irlanda.
a) Verdadero, b) Falso.

14.15 Debido a su toxicidad, los inhibidores del crecimiento de las plantas ocasionan la formación de agallas

en los animales.

a) Verdadero, b) Falso.

14.16 Las royas son anemias por una deficiencia de hierro relacionada con los pastos agrícolas.
a) Verdadero, b) Falso.

14.17 Las plantas de día largo deben contar con un periodo de oscuridad que no puede rebasar cierto límite máximo.
a) Verdadero, b) Falso.

14.18 El P_{700} es la forma más estable del fitocromo.
a) Verdadero, b) Falso.

14.19 Las auxinas y las giberelinas tienden por igual a alargar las células.
a) Verdadero, b) Falso.

Respuestas

14.10 1—a; 2—d; 3—c; 4—d, 5—c;
6—b

14.11 a)

14.12 a)

14.13 b)

14.14 b)

14.15 b)

14.16 b)

14.17 a)

14.18 b)

14.19 a)

Homeostasis

15.1 REPASO

Las células vivas, al igual que los organismos pluricelulares de mayores dimensiones, sólo funcionan adecuadamente dentro de una gama bastante estrecha de condiciones. Si la temperatura dentro de una célula excede los 60°C, la célula suspende sus funciones vitales. Si las temperaturas son todavía más altas, los lípidos y las proteínas de la célula se degradan y la célula se desintegra. Cuando las temperaturas son exageradamente bajas, la congelación y la formación de cristales de hielo ponen en serio peligro la integridad funcional y hasta la estructura de las células.

Así como los extremos de temperatura amenazan la vida de la célula, lo mismo ocurre con las alteraciones en el pH, en la concentración de iones, en los niveles de azúcares, etc. No es difícil percatarse de que las moléculas complejas, dispuestas de maneras específicas para realizar una variedad de funciones interrelacionadas, sólo pueden hacerlo si se encuentran en el medio adecuado. El microambiente de la célula depende de la membrana celular. Las características de permeabilidad de dicha membrana determinan cuáles iones entran, qué sustancias salen y cuáles serán las condiciones interiores resultantes de la índole selectiva de la membrana en cada ambiente particular. Las células que están perfectamente adaptadas a un hábitat determinado exhiben la capacidad de controlar las fluctuaciones de su compartimiento interno para asegurar de ese modo un grado razonable de constancia. El mantenimiento de esa constancia se denomina **homeostasis**. En el mundo vivo, la constancia no es un fenómeno estático, sino un proceso dinámico. Las fuerzas que tienden a reforzar un carácter determinado o a elevar la concentración de cierta sustancia están equilibradas con las fuerzas que tienden a debilitar ese carácter o a reducir la concentración de la sustancia. Dentro de todos los organismos, el balance interno se mantiene gracias a un "equilibrio" dinámico. Ese balance o estado de equilibrio es la característica de mayor importancia en cuanto a la unificación de todos los aspectos fisiológicos (de funcionamiento) al nivel de las células, del organismo y hasta de la población entera.

La homeostasis ha sido estudiada con mayor detalle en los animales pluricelulares, sobre todo en los vertebrados. Sin embargo, se trata de un fenómeno que opera en todos los niveles de la vida. Los procesos que mantienen la homeostasis se denominan **mecanismos homeostáticos**.

Desde el punto de vista histórico, Hipócrates fue el primero en señalar que la enfermedad, es decir, la alteración de la salud, es rectificada (curada) por las fuerzas naturales. En este concepto del médico griego, quien escribió el juramento que prestan los médicos contemporáneos y que lleva su nombre, se reconoce la tendencia natural a oponerse a la anomalía, a resistir los cambios patológicos. Sin embargo, fue a Claude Bernard (1813-1878) a quien se reconoció como el padre del concepto de la homeostasis. Este médico francés elevó la fisiología a la categoría de ciencia experimental mediante una serie de refinadas investigaciones de laboratorio realizadas a mediados del siglo pasado. Desde aquella época, en sus escritos recalca lo importante que es la constancia para el medio interno. Bernard estaba consciente de que todas las células del cuerpo están inmersas en un líquido que las nutre y las sostiene a la vez. La totalidad de esos líquidos tisulares, que están íntimamente relacionados con la sangre y la linfa (Cap. 17), integra lo que él llamó *milieu intérieur* (**el medio interno**). Bernard fue el creador de una célebre máxima que dice: "*La fixité du milieu intérieur est la condition de la vie libre*", lo que puede traducirse así "la constancia del medio interno es indispensable para la vida libre".

El término *homeostasis* fue utilizado por primera vez por Walter B. Cannon (1871-1945), fisiólogo norteamericano que se interesó particularmente en los movimientos del aparato digestivo y su control. En un extenso e ilustrativo ensayo titulado "The Wisdom of the Body" ("La sabiduría del cuerpo"), Cannon logró captar la esencia de la homeostasis: la adquisición evolutiva de una sabiduría metabólica que genera constancia interna.

Cannon dio nombre a la constancia descrita por Bernard y profundizó el conocimiento que se tenía acerca de su índole dinámica. Además, describió los mecanismos homeostáticos que se oponen unos a otros para

regular fenómenos como la temperatura y los planteó en términos evolutivos.

Este investigador se interesó principalmente en los efectos del terror y la ira sobre los mamíferos. Sus estudios acerca de estas reacciones emocionales lo condujeron a descubrir la participación del sistema nervioso autónomo en la regulación de los procesos digestivos y de los efectos que tienen las emociones sobre dichos procesos. Pronto se percató de que el sistema nervioso autónomo desempeña un papel fundamental en la mediación de todos los fenómenos homeostáticos relacionados con el mantenimiento de la constancia interna. Mediante un enfoque mucho más ingenioso que el de sus predecesores, Cannon pudo apreciar que las perturbaciones del estado de equilibrio de los organismos pueden deberse por igual a cambios internos y externos. Señaló que hasta los más breves periodos de actividad muscular generan suficiente calor para coagular las proteínas del músculo, cosa que ocurriría indudablemente de no ser porque ese calor se disipa. Por tanto, la actividad que ocurre dentro del organismo podría imponer a los mecanismos homeostáticos esfuerzos tan grandes como los resultantes de los cambios en el medio externo y que se reflejan en el medio interno.

Por otra parte, Cannon se percató también de que la homeostasis no depende de un solo sistema integrador —por ejemplo, del sistema nervioso o el sistema endocrino— sino que todos los sistemas orgánicos del cuerpo operan de una manera coordinada para lograr la constancia interna. Además, cuanto más "avanzado" sea el nivel evolutivo de un grupo dado de organismos, más sutil y complejo será su aparato homeostático.

Al efectuar una investigación a largo plazo sobre el **sistema nervioso simpático (SNS)** y su estructura endocrina asociada, la **médula suprarrenal**, Cannon descubrió que éste se encarga específicamente de preparar a los animales para las situaciones de emergencia (es decir, de peligro). Por el contrario, el **sistema nervioso parasimpático (SNP)** se encarga de las reacciones asociadas con funciones vegetativas que pueden efectuarse en condiciones de paz (alimentarse, beber, dormir, etc.). Los dos sistemas, simpático y parasimpático, constituyen un subsistema automatizado y relativamente rápido que está dentro del sistema nervioso y que controla las respuestas involuntarias de los órganos viscerales. En esencia, este sistema nervioso autónomo es un aparato motor cuyos detalles más sutiles dependen de las condiciones que prevalecen en otros compartimientos del sistema nervioso.

Cuando el organismo percibe una amenaza, entra en estado de emergencia y con eso se activa el sistema nervioso simpático. El resultado de la estimulación simpática, mediada por la sustancia **neurohumoral** (compuesto químico con funciones neuronales) **noradrenalina (norepinefrina)** y en menor grado por la **adrenalina**

(**epinefrina**), es preparar el cuerpo para resolver la situación de emergencia e inhibir la actividad del sistema vegetativo (parasimpático). Dado que el animal reacciona ante el peligro huyendo de la amenaza o, en caso de estar acorralado, luchando contra ella, se dice simplemente que la respuesta de emergencia es una **reacción de escape o lucha**.

Una vez pasada la emergencia, el SNS disminuye su actividad y empieza a predominar nuevamente la actividad del sistema nervioso parasimpático. Esto se traduce en un efecto de relajamiento del cuerpo y en la suspensión de los ajustes de emergencia. Del mismo modo que las respuestas de emergencia inhiben la actividad del SNP, el incremento de la actividad de éste durante los periodos vegetativos se relaciona con una menor actividad del SNS.

15.2 CONTROL POR RETROALIMENTACIÓN

El mantenimiento de la constancia sólo es posible en situaciones en las que se tiene conciencia del cambio o, por lo menos, sensibilidad a éste. Es necesario detectar los cambios para poder corregirlos. La detección efectiva de los cambios en el estado fisiológico de equilibrio es mediada por **receptores**, es decir, estructuras sensibles a cambios ambientales específicos. Esos cambios constituyen los **estímulos** que obligan al receptor a dar señal de la existencia de una alteración, dicha señal suele ser un impulso eléctrico que activa los mecanismos compensatorios que integran el aparato homeostático.

Por **retroalimentación** se entiende la vigilancia o supervisión de un proceso. Por lo común, esto implica la creación de ciertas condiciones, gracias a las cuales cualquier proceso A conduce a la formación de un componente B que regula (retroalimenta) el proceso inicial A. Esta relación puede expresarse también como un circuito: $A \rightarrow B$. Si B tiende a inhibir el proceso A, se dice que el circuito de control es de **retroalimentación negativa**. Pero si B tiende a fomentar el proceso A, el circuito de control es de **retroalimentación positiva**. Obviamente, los receptores son parte integral de los procesos de retroalimentación, ya que la detección de cualquier cambio en el proceso inicial activa el circuito de retroalimentación.

La homeostasis se mantiene principalmente a base de mecanismos de retroalimentación negativa, ya que solo a través del surgimiento de fuerzas opuestas existe la posibilidad de detener y superar los cambios. Por el contrario, la retroalimentación positiva fomenta el cambio y amplifica ciertas desviaciones específicas.

EJEMPLO 1 La enzima digestiva **tripsina** es sintetizada en el páncreas como un **zimógeno** (precursor) inactivo

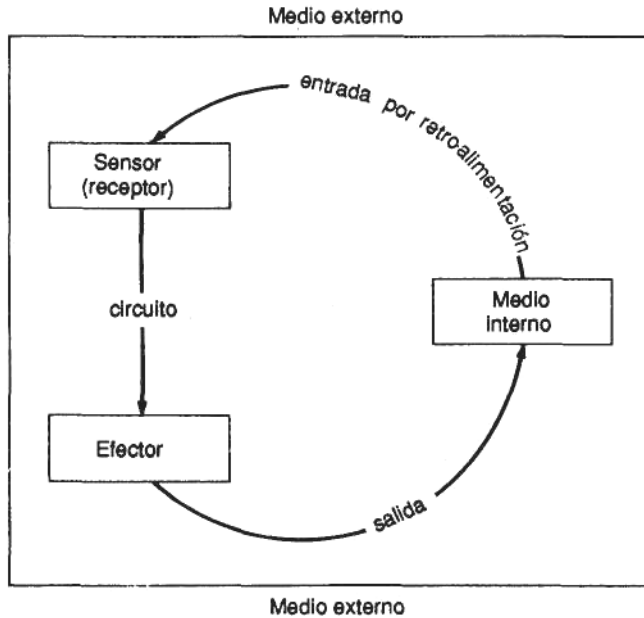


Fig. 15.1 Circuito homeostático

llamado **tripsinógeno**. Otra enzima, secretada por la pared intestinal, rompe una pequeña porción del extremo del tripsinógeno para formar la enzima activa **tripsina**. Una vez formada, la tripsina actúa convirtiendo una mayor cantidad de tripsinógeno en tripsina, hasta que la mayor parte del tripsinógeno presente en el intestino se encuentra en forma de tripsina activa. Este efecto en cascada, en el que un cambio inicial provoca un mayor grado de cambio en la misma dirección, es típico de la retroalimentación positiva.

Es muy fácil entender la retroalimentación negativa en sistemas físicos como los que controlan la calefacción de una casa. En esos sistemas físicos, a los que se da el nombre de **servomecanismos**, se utilizan aparatos sensores y circuitos de retroalimentación.

EJEMPLO 2 Un aparato sensor llamado **termostato** forma parte de un circuito cuya función es encender o apagar un horno. Cuando la temperatura desciende por debajo de cierto nivel, el termostato enciende el horno y de ese modo se cierra el circuito. En cuanto la temperatura llega a un valor crítico o lo rebasa, el termostato interrumpe el circuito para apagar el horno. En este mecanismo, que permite disponer de una temperatura relativamente estable dentro de ciertos límites, la **información** relacionada con la temperatura ambiente (**entrada**) induce una **salida** de calor generado por el horno.

El "papel moneda" de los servomecanismos y de los mecanismos homeostáticos es la información. En el

caso de la homeostasis, las perturbaciones del medio interno se convierten en información que incide en un receptor. Este envía un mensaje a través del circuito neural para activar un **efector**. La acción del efector sirve para hacer que el ambiente interno recupere su estado original (Fig. 15.1).

15.3 REGULACIÓN DE LA TEMPERATURA

La homeotermia (endotermia) es la capacidad de ciertos grupos de animales para mantener una temperatura corporal constante. Las primeras manifestaciones de este fenómeno, aunque en un nivel todavía imperfecto, ocurren entre los reptiles. Sin embargo, en aves y mamíferos existe un aparato notablemente preciso que permite mantener las temperaturas corporales en un nivel constante, dentro de una gama muy amplia de fluctuaciones de la temperatura ambiental.

El mantenimiento de la temperatura de los homeotermos no es una característica trivial y la mejor manera de apreciar su verdadera importancia es comparar a los homeotermos con los vertebrados que carecen de esa capacidad: los **poiquilotermos** (ectotermos). Los poiquilobios, antes llamados "animales de sangre fría", mantienen su temperatura interna en equilibrio con la temperatura del medio, la cual puede ser alta o baja.

Los homeotermos son independientes de las fluctuaciones de la temperatura del medio, lo cual representa

uno de los más importantes avances evolutivos en cuanto se refiere al éxito en la conquista del medio terrestre. Durante los largos periodos invernales de las regiones boreales y australes del planeta, un sapo o una salamandra quedan metabólicamente inmóviles mientras que, por el contrario, la mayoría de los mamíferos y las aves conservan la libertad de seguir activos gracias a su temperatura corporal interna de 37 a 40°C.

Un beneficio adicional derivado de la independencia de los homeotermos se relaciona directamente con su mantenimiento de temperaturas internas bastante altas. Desplazarse en el medio terrestre árido o en el aire sin disponer del soporte que brinda la fuerza de flotación del agua tiene un alto precio energético. Las temperaturas corporales relativamente altas y constantes de los homeotermos sostienen una tasa metabólica activa que produce grandes cantidades de energía. Esta energía es canalizada hacia las arduas tareas de obtención de alimento, selección de pareja, mantenimiento de la seguridad individual, etc.

La principal fuente de calor de los animales es la contracción muscular. Cuando el músculo se contrae, hasta un 30% de la energía proveniente de la degradación de sus combustibles se transforma en energía mecánica de contracción, mientras que el 70% restante se convierte en calor. A pesar de ello, puede decirse que éste es un proceso muy eficiente, ya que incluso los motores de vapor, considerados eficientes en extremo, tienen una eficiencia cercana apenas al 25%. Por otra parte, el calor, considerado una pérdida energética en el caso de los motores mecánicos, es la energía necesaria para el aparato homeostático de los homeotermos.

Existen mecanismos homeostáticos de control de temperatura en muchos niveles. Quizá el mecanismo de enfriamiento corporal que con más frecuencia se pasa por alto es la conducta consistente en alejarse de la fuente de calor. Cuando el clima es muy caluroso, los mamíferos procuran la sombra. O como lo expresa un dicho: "sólo los perros locos y los ingleses salen a pasear bajo los rayos del sol de mediodía". Además reducen considerablemente su actividad física. Puesto que la contracción muscular es una de las principales fuentes de calor de los animales, la supresión de la actividad física es fundamental para impedir que la temperatura siga elevándose. Una tercera respuesta etológica (conductual) sería la elección de vestimenta que por su holgura y color (el blanco refleja la luz y el calor) ayude a disipar el calor.

El cuerpo pierde calor a través de la superficie, de modo que es necesario conducirlo a la superficie para disiparlo. La sangre transporta una gran cantidad del calor del cuerpo. En condiciones de sobrecalentamiento, los receptores de la piel y ciertas estructuras internas activan circuitos de retroalimentación que dilatan los vasos sanguíneos de la superficie de la piel, con lo cual empieza a fluir un mayor volumen de sangre hacia la superficie. Al

mismo tiempo, la sangre de retorno es desviada hacia venas más superficiales para que siga enfriándose. Por tanto, el calor se pierde a través de tres rutas físicas. Puede disiparse por **radiación**, durante la cual las ondas de energía electromagnética se dispersan a través del aire circundante alejándose del cuerpo. También hay pérdida por **conducción**, fenómeno que implica la transferencia de calor por contacto directo con el aire o con el agua más fríos. Por último, puede perderse calor por **convección**, mecanismo durante el cual las corrientes de aire o agua que pasan continuamente sobre la piel arrastran consigo el calor que está perdiendo el interior del cuerpo.

Si la disipación de calor no basta para mantener una temperatura constante, las glándulas **sudoríparas** secretan un líquido salado (sudor) en copiosas cantidades. En los seres humanos, las glándulas sudoríparas están profusamente dispersas por toda la piel, de modo que pueden producirse grandes cantidades de sudor si las necesidades de enfriamiento así lo dictan. Como se explica en el capítulo 2, la vaporización del sudor ocasiona un efecto masivo de enfriamiento, ya que se absorben 540 cal durante la evaporación de cada gramo de agua en estado líquido. Obviamente, cuando el aire está saturado de vapor de agua, no puede haber más evaporación y este mecanismo de enfriamiento queda anulado. A esto se debe que nos sintamos tan incómodos en los días calurosos y húmedos, cuando la sudoración no produce su refrescante efecto evaporativo.

En ciertos animales —por ejemplo, el perro—, la lengua y otras estructuras bucales son un importante aparato de enfriamiento por evaporación. Al jadear, el perro aumenta la tasa de intercambio entre las superficies húmedas de sus membranas y el aire, incrementando así el efecto refrigerante. Las ratas y los ratones, que tienen muy pocas glándulas sudoríparas en la piel, se lamen unos a otros para aumentar los efectos del enfriamiento evaporativo. Ambas formas de conducta, es decir, jadear y lamerse, aumentan en frecuencia al elevarse la temperatura. Esto sugiere, desde luego, que el probable origen de esas respuestas es la homeostasis térmica.

Muchos de los mecanismos de calefacción corporal son exactamente inversos a los mecanismos de enfriamiento; sin embargo, algunos de ellos pertenecen exclusivamente al proceso de calefacción. Los mamíferos poseen un mecanismo que les permite incrementar el espesor de su pelaje. Dicho mecanismo se llama **piloerección** y consiste en levantar cada uno de los pelos como resultado de la contracción de los músculos piloerectores presentes en la base de estos. El frío y ciertas reacciones emocionales como el miedo provocan piloerección; a eso se debe que uno sienta que la piel del cuello le "hormiguea" al escuchar una historia de espantos. Los gatos tienen aspecto amenazador y parecen ser de mayor tamaño cuando se les eriza el pelaje. Gracias a la

piloerección ocurre un incremento en el espesor de la capa aislante de que dispone el organismo, ya que en el interior del pelaje queda atrapada una película más gruesa de aire estacionario.

Si para calentarse no basta con los ajustes etológicos, la desviación de la sangre hacia el interior y la piloerección, el cuerpo del animal recurre a un peculiar fenómeno: el **estremecimiento**. Se trata de una serie generalizada, espasmódica y relativamente incoordinada de contracciones musculares que en poco tiempo genera una gran cantidad de calor. Como la piloerección, el estremecimiento no es la simple inversión de un mecanismo que opera en condiciones de alta temperatura, sino una respuesta especial contra el frío extremo. El estremecimiento es un reflejo controlado en un nivel bajo de organización encefálica (Cap. 22). Si la temperatura del cuerpo desciende por abajo de 30°C, el reflejo de estremecimiento se suspende. En la técnica de **criocirugía** se hace uso de la menor tasa metabólica observada en esa temperatura, a fin de evitar algunas de las complicaciones asociadas con los procedimientos quirúrgicos efectuados a la temperatura normal del cuerpo.

15.4 REGULACIÓN DEL AZÚCAR EN LA SANGRE

La glucosa es el principal carbohidrato combustible presente en la sangre y, en el caso de muchos órganos, el combustible básico. El plasma sanguíneo lo conduce a todas las partes del cuerpo. En algunas regiones sale de la sangre a través de los lechos capilares y se utiliza directamente como fuente de energía. En otras regiones es extraída de la sangre y convertida en glucógeno (Cap. 5) o transformada en intermediarios ricos en energía; por ejemplo, ácidos grasos.

En el tejido adiposo es la materia prima de la síntesis de ácidos grasos (**lipogénesis**) y del glicerol activado necesario para convertir los inestables ácidos grasos en grasa neutras más estables (**esterificación**).

La regulación exacta del azúcar de la sangre es un aspecto de particular importancia en la homeostasis. El metabolismo de la glucosa es fundamental en cuanto al uso, la restitución y la distribución de todos los combustibles metabólicos, de modo que las alteraciones bruscas de la concentración de azúcar en la sangre afectan gravemente el funcionamiento y la salud del organismo, poniendo en peligro incluso su vida. Cuando las concentraciones de azúcar en la sangre son bajas, se presentan vahídos y otros síntomas relacionados con una insuficiencia encefálica. Esto se debe a que el encéfalo consume casi por completo la glucosa como combustible. Cuando las concentraciones de glucosa se elevan por arriba de 80 a 110 mg por cada 100 mL de sangre, que son los límites considerados normales, se entorpece el flujo de la sangre a través de los lechos capilares. Una

elevación prolongada de la concentración de azúcar en la sangre puede ocasionar lesiones retinales y, en última instancia, ceguera, daños renales, vulnerabilidad a las infecciones y hasta gangrena. Las lesiones cardiovasculares también se relacionan con la incapacidad de mantener concentraciones estables de glucosa.

Varias hormonas actúan conjuntamente para que el azúcar de la sangre se mantenga estable, pero la más importante es el péptido **insulina**. Ésta es una hormona de conservación en cuanto se refiere a la homeostasis de los carbohidratos; es decir, abate las concentraciones de azúcar en la sangre al promover el consumo, el almacenamiento o la transformación metabólica de las reservas de glucosa.

La insulina es sumamente sensible a las fluctuaciones de la concentración de azúcar en la sangre y es el efector de un circuito de retroalimentación negativa que mantiene la constancia de dicha concentración. En cuanto empiezan a elevarse los niveles sanguíneos de azúcar, las células β de los islotes de Langerhans (Cap. 21) del páncreas aumentan su tasa de síntesis y de secreción de insulina. El efecto de la mayor concentración de insulina en la sangre es una reducción del nivel de glucosa. Este descenso es resultado de las siguientes reacciones mediadas por la insulina:

1. Mayor formación de glucógeno en el hígado debido a un incremento, inducido por la insulina, de la concentración hepática de sintetasa del glucógeno, enzima que promueve el almacenamiento de la glucosa.
2. Aumento de la permeabilidad de las fibras musculares y de los adipocitos a la glucosa, lo que origina la eliminación de parte de la glucosa presente en la sangre que fluye a través de esos tejidos.
3. Más oxidación de glucosa, fenómeno que da por resultado un abatimiento de la glucosa libre.
4. Incremento de la tasa de síntesis de proteínas a partir de aminoácidos, lo cual obliga al cuerpo a recurrir en mayor grado a los carbohidratos que a los aminoácidos como combustible.

La incapacidad de sintetizar insulina, la presencia de una cantidad insuficiente de ella o la insensibilidad a sus efectos son la causa de la enfermedad **diabetes melitus**. Lo más común es que esta enfermedad se presente en la fase adulta (**diabetes de la madurez**) y que pueda ser tratada con dietas, ejercicios especiales y, en los casos más graves, con estimulantes orales de los islotes pancreáticos. Esta forma leve de la enfermedad también se llama **diabetes melitus no dependiente de la insulina**. Una condición más grave es la **diabetes juvenil**, que se presenta muy temprano en la vida y que en la mayoría de los casos es tratada mediante inyecciones de insulina; de ahí que también se conozca como

diabetes melitus dependiente de la insulina. A las personas afectadas se les inyecta insulina diariamente o bien se les implanta bajo la piel un dispositivo que va dejando salir la hormona poco a poco. La insulina no puede ser administrada por vía oral debido a que, por desgracia, el aparato digestivo la destruye.

Existen otras hormonas que influyen directa o indirectamente sobre las concentraciones de azúcar en la sangre. Con la posible excepción de la prolactina, el efecto que tienen todas las hormonas investigadas sobre el azúcar de la sangre es opuesto al de la insulina; es decir, tienden a movilizar el azúcar encerrada en los sitios de almacenamiento y a incrementar su concentración en la sangre. Una de las hormonas más importantes de este tipo es la **adrenalina**. La secreta en abundancia la médula suprarrenal durante las respuestas de escape o lucha. Los órganos sobre los cuales actúa son el hígado y, en menor grado, el músculo esquelético. La adrenalina activa una enzima, llamada fosforilasa, que cataliza la degradación del glucógeno a glucosa.

Asimismo, un grupo de hormonas esteroides de la corteza suprarrenal también provoca incrementos de la concentración de azúcares en la sangre. Esas hormonas, llamadas **glucocorticoides**, son el **cortisol**, la **cortisona** y la **corticosterona**. Su principal efecto es incrementar la

gluconeogénesis, que consiste en la transformación de aminoácidos y otras sustancias, excepto carbohidratos, en glucosa (véase el Prob. 5.16). Durante los períodos de influencia de los esteroides, el organismo utiliza mayores cantidades de sustancias ajenas a los carbohidratos, por ejemplo, ácidos grasos; esto evita el consumo de glucosa y mantiene estable su concentración en la sangre. Los esteroides suprarrenales también se relacionan con la respuesta de escape o lucha y con las reacciones ante las condiciones de estrés, sobre todo la inanición.

La **tiroxina** secretada por la tiroides y la hormona del crecimiento **somatotropina** (STH) producida por la hipófisis también actúan como antagonistas de la insulina. El **glucagón**, sintetizado por las células α de los islotes de Langerhans, es otro antagonista de la insulina. Sin embargo, el glucagón carece de efectos musculares y sólo promueve gluconeogénesis en el hígado.

La regulación del *azúcar* de la sangre no es independiente del metabolismo de otros carbohidratos ni de las vías metabólicas de lípidos y proteínas. Como se mencionó en el capítulo 5, es muy común que las principales vías metabólicas sean interdependientes. Por ello, es inevitable que la regulación de cualquiera de los componentes ocasione alteraciones en los componentes de otras vías.

Problemas resueltos

15.1 Claude Bernard era aficionado al teatro. En cierta noche había disecado el hígado de un conejo para analizar su contenido de azúcar. Sin embargo, tuvo que correr al teatro antes de poder concluir con su análisis. Cuando regresó al laboratorio, reanudó sus pruebas químicas y descubrió que las concentraciones de azúcar eran demasiado altas. ¿Qué conclusiones supone el lector que obtuvo Bernard a partir de su observación y qué sistema homeostático hipotético propuso con base en esas conclusiones?

Bernard llegó a la conclusión de que había una reserva de carbohidratos en el hígado y que esa sustancia almacenada había sido degradada a glucosa libre dentro del hígado no tratado. El científico dio a ese carbohidrato de almacenamiento el nombre de **glucógeno**, que significa literalmente "formador de azúcar". Después de identificar parcialmente ese polisacárido y de aislarlo poco después, Bernard no tardó en percatarse de su probable función: servir como depósito de glucosa sanguínea. Durante el proceso digestivo, los carbohidratos provenientes

del aparato digestivo son absorbidos por el hígado, que los almacena como glucógeno. Luego, durante los períodos en los que declinan los niveles sanguíneos de azúcar, el hígado libera continuamente pequeñas cantidades de la glucosa presente en sus reservas de glucógeno. De ese modo, el glucógeno sirve para mantener concentraciones estables de glucosa en la sangre: la cantidad de glucógeno hepático aumenta conforme los azúcares provenientes del Intestino van almacenándose en el hígado, proceso cuyo fin es evitar aumentos excesivos de la concentración de *azúcar* en la sangre durante la digestión; a la inversa, el glucógeno hepático disminuye al convertirse en glucosa para mantener estable la concentración sanguínea de azúcar entre una y otra comida.

Estos fueron los primeros pasos de Bernard hacia el concepto de una constancia en el medio interno. Tiempo después, este científico expandió el concepto de la "constancia" para abarcar el mantenimiento de la temperatura corporal. Por otra parte, Bernard también exploró el control nervioso de la vasodilatación (ensanchamiento de los vasos sanguíneos) y la vasoconstricción (estrechamiento de los

vasos sanguíneos), lo que le ayudó a comprender las respuestas que participan en los ajustes de la temperatura corporal.

- 15.2** Entre los cambios ocasionados por el incremento del estímulo simpático pueden citarse: mayor frecuencia y potencia de los latidos cardiacos, incremento de la presión sanguínea, desviación de la sangre desde los órganos viscerales hacia los vasos periféricos de brazos y piernas, disminución del tiempo de coagulación y un marcado aumento del azúcar en la sangre. Las emociones de terror o furia que suceden durante las situaciones de emergencia disparan una respuesta simpática que no se interrumpe mientras dure el peligro. Todas estas alteraciones favorecen la capacidad del organismo para huir de lo que lo amenaza o bien para enfrentarlo directamente. ¿Cómo sucede esto?

Durante las situaciones de escape o lucha, las funciones más vegetativas —por ejemplo, la digestión— quedan interrumpidas; las extremidades se convierten en las partes más importantes del organismo. Esto explica la desviación de la sangre hacia los brazos y las piernas. Por otra parte, las situaciones de emergencia suelen ser ocasiones de mayor demanda corporal de energía y, por consiguiente, de más producción de sustancias de desecho que deben ser excretadas. El incremento de la frecuencia y el vigor de los latidos del corazón, junto con la elevación concomitante de la presión arterial, mantienen los músculos activos llenos de sangre, la cual les lleva mayores cantidades de glucosa y les retira los productos de desecho. Por último, la coagulación más rápida es una indudable ventaja en situaciones en las que es muy probable que se sufran lesiones.

- 15.3** El cuerpo está integrado por muchos sistemas homeostáticos. En opinión del lector, ¿cuáles son los receptores más comunes de esos circuitos?

Los receptores más comunes en el cuerpo son las terminaciones especializadas de los nervios. Los estímulos actúan primero sobre el receptor y provocan en éste un impulso excitatorio que se desplaza a través del resto del nervio, recorre todo el circuito de retroalimentación y a menudo culmina con la estimulación de un músculo. El **umbral** (intensidad mínima necesaria para iniciar el impulso) del estímulo específico es sumamente bajo, de modo que en presencia de dicho estímulo es muy fácil que se arranque el circuito de retroalimentación.

Los osmorreceptores del área hipotalámica del encéfalo son un buen ejemplo de retroalimentación homeostática. En condiciones de deshidratación, la concentración osmótica de sangre se eleva. Conforme esta sangre rica en solutos pasa a través del hipotálamo, estimula los receptores ahí presentes, los cuales tienen un umbral muy bajo en presencia de

concentraciones altas de solutos. En este circuito en particular, el efector estimulado es la región del lóbulo posterior de la hipófisis, encargada de la síntesis de la **hormona antidiurética** (ADH). La ADH liberada por la hipófisis actúa sobre los riñones, donde inhibe la formación de orina. De este modo, el agua retenida por el cuerpo como resultado de ese efecto se opone a la deshidratación y hace que el organismo recupere su estado original de equilibrio.

- 15.4** Muchas de las respuestas a las temperaturas ambientales frías se basan en una inversión de los mecanismos empleados durante los ajustes a las temperaturas altas. ¿Qué inversiones podrían relacionarse con esto?

Entre las respuestas otológicas (conductuales) pueden citarse: búsqueda de sitios más cálidos (por ejemplo, asolearse en una roca tibia) e incremento de la actividad motora. Cualquier incremento de la actividad tiende a generar calor. Los seres humanos también responden ante el frío aumentando su cantidad de aislamiento. Al respecto, varias capas de ropa son más eficaces que una prenda gruesa, ya que el aire atrapado entre esas capas se convierte en capas aislantes extra.

Durante los periodos de alta temperatura la sangre se desvía hacia la superficie, pero durante la exposición al frío tiende a mantenerse lejos de la superficie y más cerca del tronco del cuerpo. Esto reduce el grado de disipación de calor hacia el medio.

- 15.5** En los sistemas físicos y biológicos, cuando dos corrientes están muy cerca una de otra pero fluyen en direcciones opuestas, *en un nivel dado* los constituyentes (oxígeno, calor, etc.) de las dos corrientes tienden a mantener un equilibrio. Esto puede apreciarse con más facilidad en las branquias de los peces. La sangre desoxigenada que ingresa en la branquia fluye en sentido opuesto al del agua oxigenada que pasa sobre dicha estructura. Conforme el agua corre por la superficie de la branquia va cediendo su oxígeno a la sangre branquial; por tanto, en el agua se establece un gradiente de oxígeno cuyo extremo de mayor concentración empieza en el frente de la branquia. La sangre desoxigenada ingresa en la branquia por la región posterior de la branquia, donde la concentración de oxígeno del agua es menor, pero luego fluye hacia adelante a través del gradiente de concentraciones de oxígeno cada vez mayores en el agua. De este modo se establece, en cada nivel, un equilibrio entre la sangre y el agua, de modo que cuando la sangre llega al frente de la branquia su contenido de oxígeno ya es casi igual al del agua que está entrando; de este modo ocurre la reoxigenación de la sangre.

Este mecanismo se denomina **sistema multiplicador a contracorriente**.

El cuerpo usa un sistema multiplicador a contracorriente para aminorar la pérdida de calor e impedir que la sangre que se enfrió en las extremidades llegue hasta los vulnerables órganos internos. ¿Cómo supone el lector que opera este mecanismo?

Como se aprecia en la figura 15.2, una arteria y una vena adyacentes pueden interactuar para llevar sangre caliente hacia una extremidad fría (el dedo en este caso) sin reducir en medida apreciable la temperatura de la sangre que regresa hacia el tronco. La sangre que va a la extremidad a través de la arteria es enfriada poco a poco por la sangre de menor temperatura que regresa al cuerpo a través de la vena adyacente. Al mismo tiempo, la sangre venosa proveniente de la punta fría del dedo va tibiándose gracias a la sangre caliente que fluye por la arteria. En esta forma se establece un gradiente, de modo que las temperaturas dentro de la arteria y la vena son casi iguales en cada punto específico, aunque se registra un descenso relativamente pronunciado de la temperatura conforme se avanza hacia la punta del dedo. Sólo en la punta existen temperaturas igualmente bajas en la arteria y la vena.

Los intercambios a contracorriente son una característica esencial de todas las extremidades. Su funcionamiento es óptimo cuando el flujo de sangre es rápido y libre. En los casos de enfermedades degenerativas como la diabetes, en las que el flujo de la sangre empieza a entorpecerse, el funcionamiento de los mecanismos de contracorriente es subóptimo.

- 15.6** Mencione algunos de los mecanismos que permiten a otras hormonas contrarrestar los efectos de la insulina.

El efecto de la insulina es incrementar el consumo, el almacenamiento y la transformación metabólica de la glucosa sanguínea. Esos procesos pueden ser

contrarrestados mediante incrementos de la degradación del glucógeno a glucosa, como sucede durante la secreción de adrenalina y glucagón. Uno de los mecanismos es la reducción de la permeabilidad celular a la glucosa por influencia de ciertos glucooorticoides, lo que da por resultado un bloqueo del consumo de la glucosa sanguínea. Ciertos esferoides mantienen los niveles sanguíneos de glucosa al estimular la conversión de compuestos que no son carbohidratos en glucosa (gluconeogénesis), lo que se traduce en un menor grado de oxidación de la glucosa de la sangre. Ciertas hormonas, por ejemplo el cortisol, inhiben la síntesis de proteínas en casi todos los órganos y de ese modo, gracias a la mayor disponibilidad de aminoácidos, reducen la dependencia de dichos órganos respecto a los carbohidratos como combustible.

- 15.7** La sangre que abandona los lechos capilares del aparato digestivo, incluso los del estómago, el páncreas y el intestino, no ingresa en venas de calibre cada vez mayor para dirigirse al corazón tal como sucede prácticamente con todas las otras partes del cuerpo. Por el contrario, pasa de los lechos capilares del aparato digestivo a los lechos capilares del hígado a través de una vena llamada **vena porta hepática** (Fig. 15.3). (Cualquier vena que conecte dos lechos capilares recibe el nombre de **vena porta**.) ¿Cuál cree el lector que sea la función homeostática de este sistema?

Durante la digestión y un breve lapso después de ella, la sangre proveniente del aparato digestivo suele estar cargada de glucosa, aminoácidos y otros metabolitos combustibles. Si esa sangre pasara directamente a la circulación general introduciría en el medio interno una enorme concentración de metabolitos, lo que alteraría peligrosamente la homeostasis. Sin embargo, dicha sangre es canalizada hacia los conductos funcionales del hígado, el principal órgano de transformación metabólica, que le quita y almacena el exceso de metabolitos. En cuanto al exceso de

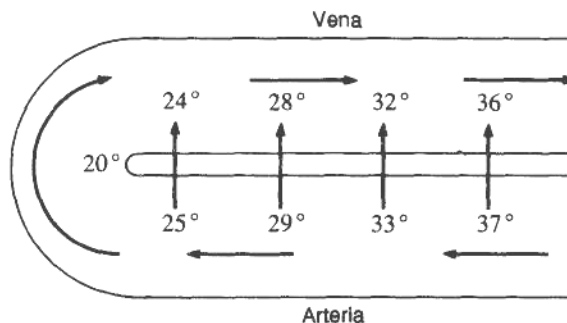


Fig. 15.2 Sistema multiplicador a contracorriente

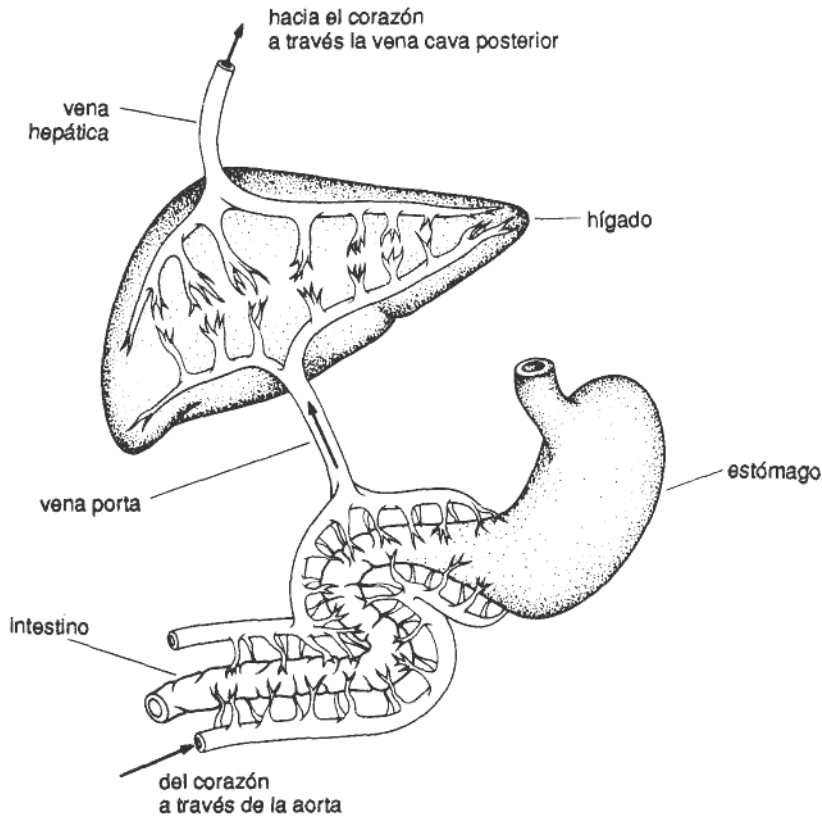


Fig. 15.3 Sistema porta hepático

glucosa, ésta se transforma en glucógeno debido a la influencia de las altas concentraciones de insulina (inducidas por el incremento de los niveles de azúcar durante la digestión). De esta manera, la sangre que sale del hígado y se reincorpora a la circulación general ya no está cargada con azúcar en exceso. También pueden almacenarse en el hígado otras moléculas alimenticias; por ejemplo, las grasas. En ciertos casos, el exceso de metabolitos se transforma en otros tipos de moléculas. En particular, es muy probable que en el interior del hígado los

aminoácidos se conviertan en otros tipos de compuestos.

Durante los periodos en que no hay entrada de alimento al aparato digestivo, el hígado libera en la sangre moléculas de glucosa para mantener las concentraciones de azúcar en los niveles adecuados. El ejercicio físico también estimula el hígado para que libere sus carbohidratos almacenados. Estas reacciones tienen como pivote central la liberación de glucagón y de glucocorticoides de la corteza suprarrenal.

Problemas complementarios

15.8 En un principio, Walter B. Cannon tenía pensado convertirse en actor de teatro, a) Verdadero, b) Falso.

15.9 Los mecanismos de retroalimentación negativa incluyen un efector que se opone al cambio inicial, a) Verdadero, b) Falso.

- 15.10 La homeostasis es en sí un fenómeno estático,
a) Verdadero, b) Falso. etológica.
a) Verdadero, b) Falso.
- 15.11 Claude Bernard descubrió el glucógeno,
a) Verdadero, b) Falso.
- 15.12 La rana es Independiente de los cambios de temperatura de su ambiente, a)
Verdadero, b) Falso.
- 15.13 El horno de una vivienda equivale al receptor de un circuito homeostático de retroalimentación.
a) Verdadero, b) Falso.
- 15.14 La evaporación de agua ocurre con intercambios insignificantes de energía.
a) Verdadero, b) Falso.
- 15.15 Entre los mecanismos homeostáticos importantes pueden citarse algunas respuestas de índole
- 15.16 ¿De qué manera pueden incrementar los mamíferos el espesor de sus capas aislantes cuando están expuestos al frío?
- 15.17 En condiciones de inanición, ¿las concentraciones de insulina son altas o bajas?
- 15.18 En condiciones de inanición, ¿las concentraciones de cortisona son altas o bajas?
- 15.19 ¿Cuáles son las dos condiciones indispensables que deben satisfacer todos los sistemas a contraccorriente para poder funcionar de manera adecuada?
- 15.20 Seleccione en la columna B la hormona que corresponda a cada una de las descripciones de la columna A.

A

1. Es un antagonista pancreático de la insulina
2. Promueve la gluconeogénesis
3. Su concentración aumenta al elevarse el nivel de azúcar de la sangre
4. Es una hormona polipeptídica
5. Los diabéticos carecen de cantidades suficientes de esta hormona

B

- a) Insulina
- b) Cortisona
- c) Adrenalina
- d) Glucagón

Respuestas

- | | | | | | |
|-------|----|-------|--------------------------|-------|-------------------------------|
| 15.8 | b) | 15.13 | b) | 15.18 | altas |
| 15.9 | a) | 15.14 | b) | 15.19 | Las dos corrientes deben: |
| 15.10 | b) | 15.15 | a) | | 1) estar muy juntas y |
| 15.11 | a) | 15.16 | mediante la piloerección | | 2) fluir en sentidos opuestos |
| 15.12 | b) | 15.17 | bajas | 15.20 | 1 —d, 2—b; 3—a; 4—a; 5—a |

Nutrición animal

16.1 OBTENCIÓN DE AUMENTO

Todos los organismos requieren un suministro constante de sustancias energéticas (muy ordenadas) a las que se denomina **alimento**, a fin de obtener la energía necesaria para desempeñar sus funciones. Las plantas verdes, los **autótrofos** (que se alimentan a sí mismos) más comunes, sintetizan su alimento con ayuda de la luz del Sol a partir de sustancias inorgánicas simples como el CO_2 y el H_2O (Cap. 6). Los hongos obtienen sus nutrientes absorbiéndolos directamente de su ambiente inmediato e igual lo hacen las bacterias no fotosintéticas. Sin embargo, los protozoarios (phylum perteneciente al reino Protista) y los animales (heterótrofos pluricelulares) suelen capturar masas de material alimenticio relativamente grandes, las cuales se presentan en forma de organismos enteros (presas) o sus partes. Este mecanismo de nutrición se denomina **captura masiva**. Por lo común se requiere de un complicado aparato para degradar mecánicamente el alimento, lo cual es necesario ya que es más fácil digerir y asimilar los fragmentos alimenticios si estos tienen menores dimensiones. Sin embargo, no es la única manera de hacerlo, también es posible degradar el alimento por medios químicos.

EJEMPLO 1 Los hongos, por ejemplo los champiñones, viven comúnmente sobre la materia muerta y en descomposición. Este hábito nutricional se denomina saprofitismo. Otros hongos viven sobre o dentro de los tejidos de un hospedero viviente; esta forma de vida se conoce como **parasitismo**. En ambos casos, los hongos adquieren fácilmente las sustancias solubles por medio de la absorción. Los hongos están formados por una red de largos y delgados filamentos (hifas). Estos filamentos se ramifican y van penetrando en los bloques de material alimenticio circundante. Posteriormente, secretan hacia el exterior jugos digestivos que descomponen paulatinamente las sustancias nutritivas. Dado que sus hifas están dotadas de pared celular, los hongos no pueden fagocitar las partículas alimenticias y luego formar vacuolas alimenticias internas a la manera de las amebas. Los grupos de hongos que son parasíticos descomponen la materia viva de manera muy similar.

Los alimentos contienen una variedad de **nutrientes** definidos químicamente, los cuales constituyen la materia prima para la producción de energía y para sintetizar las sustancias estructurales necesarias para el mantenimiento y el crecimiento de la célula. Los principales nutrientes son: carbohidratos, proteínas y lípidos. Las vitaminas y los minerales también son necesarios, pero en cantidades menores. Las proteínas son particularmente importantes como materiales estructurales, en especial por sus aminoácidos esenciales (Cap. 3). Los carbohidratos y los lípidos son las principales fuentes de energía, aunque también desempeñan funciones estructurales, sobre todo como parte de las membranas.

Muchos animales se alimentan exclusivamente de plantas; por ello son clasificados como **herbívoros**. La alimentación de otros animales se basa principalmente en la carne; estos son los **carnívoros**. Otros más, como los seres humanos, incluyen vegetales y animales en su alimentación y por ello reciben el nombre de **omnívoros**. Cuanto más variada sea la dieta, mayores serán las probabilidades de satisfacer las necesidades nutricionales. No obstante, debe tenerse en consideración el costo energético que implica obtener ciertos alimentos en particular.

EJEMPLO 2 Un carnívoro grande acorrala a una pequeña serpiente en la madriguera subterránea de ésta. Después de cavar por un buen rato, atrapa a la serpiente y la saca del agujero. Sin embargo, el valor calórico de la serpiente es inferior a la energía gastada por el carnívoro en su captura. A todas luces, tal patrón alimenticio es contraproducente.

Algunos animales poseen complejos mecanismos que les permiten capturar y destrozarse sus presas. Tales mecanismos pueden ser la capacidad de correr a grandes velocidades, poder confundirse con el entorno en las áreas de caza, poseer fuertes mandíbulas dotadas de agudos dientes o contar con poderosas patas delanteras. Otros organismos, en particular las formas parasíticas que viven dentro de los tejidos de un hospedero, presentan mecanismos muy rudimentarios de obtención de alimento. Debido a que estos organismos están rodeados

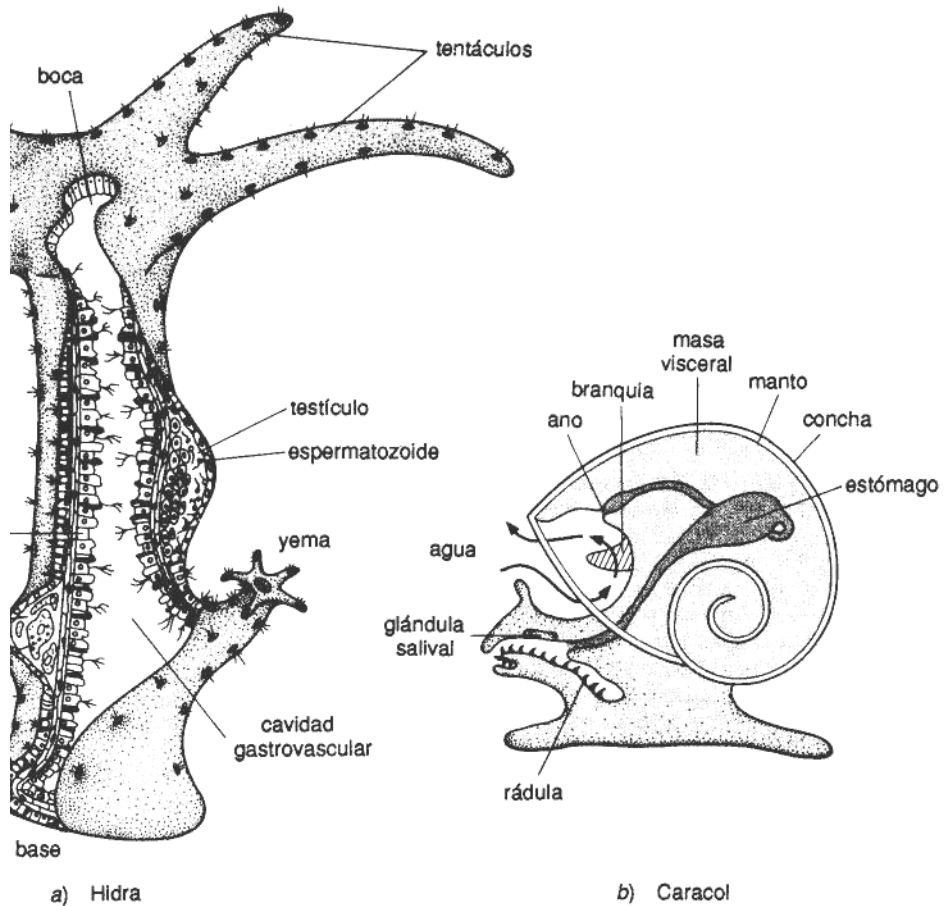


Fig. 16.1 Aparatos digestivos

por sustancias alimenticias sencillas y solubles, prácticamente no requieren de medios para procesarla.

16.2 DIGESTIÓN Y ABSORCIÓN

La exposición de este tema se limitará al **aparato digestivo unidireccional** de los animales que poseen un orificio independiente (boca) para introducir los alimentos al aparato digestivo y otro orificio (ano) para expulsar los residuos alimenticios. Se llama unidireccional porque la comida se mueve en un solo sentido, de la boca hacia el ano. En los grupos más primitivos, por ejemplo el de los celenterados (organismos pluricelulares de dos capas, como la hidra que se muestra en la Fig. 16.1a) y los platelmintos de tres capas (como la planaria), se observa

que la cavidad gastrovascular posee un solo orificio hacia el medio. Es muy probable que esta configuración sea mucho menos eficiente que la unidireccional, ya que los materiales que entran y salen deben hacerlo a través del mismo orificio y esto impide la especialización que se presenta en los aparatos digestivos tipo "línea de producción".

El alimento se desplaza por el aparato digestivo desde la boca hacia el ano mediante oleadas de contracciones que empiezan en el **esófago** y luego recorren todo el aparato hasta llegar al final del intestino grueso. Esta serie de contracciones, que es un reflejo natural, se llama **peristaltismo**. El desplazamiento unidireccional de los alimentos queda garantizado gracias a un sistema de válvulas musculares circulares especiales, llamadas **esfínteres**, las cuales se ubican en puntos clave del aparato. Dichos esfínteres se localizan entre el esófago y el

estómago, entre éste último y el intestino delgado y, finalmente, en el ano. Cuando un esfínter se contrae, el orificio queda efectivamente cerrado.

Dentro del aparato digestivo existen especializaciones para

1. El almacenamiento de alimentos
2. La degradación mecánica de los trozos de comida ingerida
3. La degradación química del material alimenticio

INGESTIÓN

No es sorprendente que las adaptaciones para sujetar y afianzar a la presa se encuentren en el extremo oral y no en el extremo caudal o anal del aparato digestivo. Estas adaptaciones son: una boca con poderosas mandíbulas, dientes cortantes o triturantes y una **faringe** posterior que conduce el alimento hacia el ano. La trituración mecánica del alimento se realiza en la boca o bien, más adentro del aparato digestivo, en una cámara especial para ese fin. Por ejemplo, en los caracoles se observa una estructura aserrada (**rádula**) situada en la faringe, cuya función es desmenuzar la comida en pequeños fragmentos. En las lombrices de tierra, las aves y otros grupos de animales, una gruesa cámara muscular (**molleja**) situada antes del estómago o después del buche muele las partículas alimenticias y las hace todavía más pequeñas. Algunos animales tragan guijarros que, al alojarse en la molleja, facilitan el proceso de trituración. En otros casos, la molleja tiene paredes gruesas y dotadas de rebordes, los cuales efectúan el trabajo de trituración.

Los vertebrados adquirieron evolutivamente los **dientes** como principales herramientas para sujetar, desgarrar y masticar. Los dientes son estructuras epidermomesodérmicas modificadas que están presentes en todos los vertebrados a excepción de las aves y del ornitorrinco. Cada diente es una dura y compleja unidad integrada por: una cavidad interna que contiene a la **pulpa** (compuesta por vasos sanguíneos, nervios y otros tejidos blandos); una capa de **dentina** o marfil, formada básicamente por colágena calcificada; y una dura capa externa de **esmalte**. El esmalte forma la superficie cortante y triturante de los dientes; se trata de una cubierta calcificada casi por completo, muy rica en **apatita**: $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$.

En los seres humanos, los dientes forman dos arcos dentales, uno en el maxilar inferior y otro en el superior. Cada diente está firmemente asentado en una cavidad poco profunda, situada en el reborde óseo que sobresale de cada maxilar, dentro de la cual está sujeto por la red de tejidos conectivos ubicados dentro de la **raíz** proximal del diente. La raíz es la porción más grande del diente, la porción restante, que asoma por fuera de la encía, es la corona.

En conjunto, los dientes realizan la labor de sujetar y desmembrar a la presa, desgarrar los alimentos

voluminosos y remolerlos hasta el punto en que sean más fácilmente asimilables. Los dientes que realizan estas tareas varían en cuanto a tamaño, forma y número. Por ejemplo, los carnívoros presentan dientes filosos y puntiagudos, perfectamente adaptados para cortar y desgarrar. Los herbívoros cuentan con dientes más planos, configuración ideal para masticar y remoler. Debido a que las células vegetales tienen mucho más fibra (celulosa), es necesario masticarlas un largo rato para romper las paredes celulares.

Los seres humanos adultos presentan en total 32 dientes. El primer conjunto de dientes, presente en los niños, tiene un número menor de piezas y éstas van cambiando conforme el individuo madura. Cada maxilar del adulto posee un juego de cuatro dientes incisivos, usados para morder. En corte longitudinal, su forma asemeja una punta de flecha y se localizan en la sección media del arco dental. Este conjunto se encuentra flanqueado en ambos extremos por un **canino**, diente largo y aguzado, especial para desgarrar, que es mucho más largo en carnívoros como los leones y los tigres. Hacia la región posterior del maxilar, en cada lado hay un par de **premolares** e inmediatamente después se observan tres **molares** más voluminosos. Los molares y premolares son piezas planas, dotadas con rebordes y una amplia superficie especialmente adaptada para masticar y moler el alimento. A los 16 dientes del maxilar inferior corresponden otros tantos del maxilar superior. Durante la mordedura y la masticación es indispensable una coincidencia (oclusión) casi perfecta del juego dental superior con el inferior, ya que de lo contrario el procesamiento de la comida no sería eficiente. Si la oclusión no es correcta, puede ser causa de dolor y de un procesamiento deficiente del alimento.

Los dientes de los seres humanos suelen sufrir un pronunciado deterioro (**caries** dental). Ese deterioro se traduce en dolor, infección, absceso e incluso la pérdida de la pieza. Los factores que favorecen la patología dental son: presencia de altas concentraciones de azúcar en la boca, bacterias, cambios en el pH y mala nutrición. Durante la caries se solubilizan los cristales calcificados del diente. La incorporación de flúor al agua potable disminuye la frecuencia de la caries, al parecer por fortalecimiento de la estructura cristalina del diente y abatimiento de la producción de ácidos dañinos.

Los animales que no capturan ni ingieren fragmentos o partículas alimenticias de gran tamaño presentan considerables modificaciones de su aparato digestivo. Muchos insectos se alimentan de líquidos como la sangre. Por lo general, cuentan con estructuras especialmente adaptadas para picar situadas en su extremo anterior.

EJEMPLO 3 Las piezas bucales del mosquito están dispuestas en forma de un tubo especial situado dentro de otro

tubo. Con esa estructura perforan la piel del hospedero y le inyectan un anticoagulante para evitar que la sangre se coagule mientras se alimentan. A continuación succionan la sangre a través del tubo hueco.

Los organismos acuáticos **filtradores** obtienen diminutas partículas alimenticias al tamizar grandes volúmenes del líquido circundante a través de estructuras semejantes a peines, poros pequeñísimos o alguna otra estructura tipo coladera. La alimentación por filtración no sólo se observa en animales pequeños como los insectos y los moluscos; también ocurre en animales de grandes proporciones, como las ballenas. Estas últimas cuentan con hileras de **ballenas** óseas que penden de su mandíbula superior y que funcionan como un tamiz que retiene enormes cantidades de los crustáceos y los pequeños teleosteos (peces óseos) de los que se alimentan esos mamíferos.

La masticación puede incluir, además de la degradación física del alimento, una degradación química. Esta última se logra mediante la acción de las **glándulas salivales**. En los seres humanos hay tres pares de ellas: **parótidas** (inmediatamente abajo del oído), **submaxilares**

(debajo del maxilar superior) y **sublinguales** (abajo de la lengua). Estas glándulas producen saliva, la cual es vertida a la cavidad oral a través de delgados conductos. La **saliva** es un líquido que contiene muchos iones y algunas enzimas. Es probable que su función principal sea humedecer y lubricar las partículas de alimento. Sin embargo, también contiene una **amilasa** (antes llamada **ptialina**). Aunque la amilasa inicia la degradación de los almidones ingeridos, la comida masticada llega rápidamente al estómago y una vez ahí, los ácidos estomacales no tardan en inhibir la degradación del almidón iniciada en la boca. La saliva también ejerce una acción antibacteriana en la boca y mantiene en control muchas bacterias dañinas.

Ver, oler y paladar la comida provocan un acto reflejo en las glándulas salivales, que empiezan a secretar una mayor cantidad de saliva. Esta es la respuesta descrita por la expresión "hacersele a uno agua la boca". Incluso imaginar ciertos alimentos, por ejemplo el jugo de limón, provoca un aumento del flujo salival.

En casi todos los animales (Fig. 16.2), inmediatamente después del orificio bucal se encuentra una cámara muscular llamada **faringe**, la cual conduce el alimento hacia un tubo denominado **esófago**. A su vez, éste lo

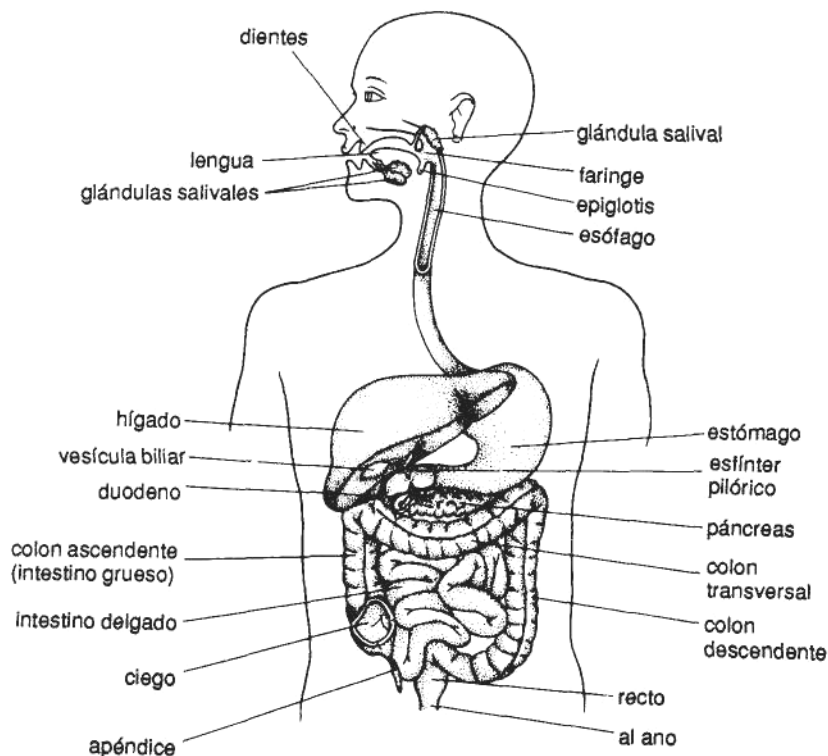


Fig.16.2 Aparato digestivo humano

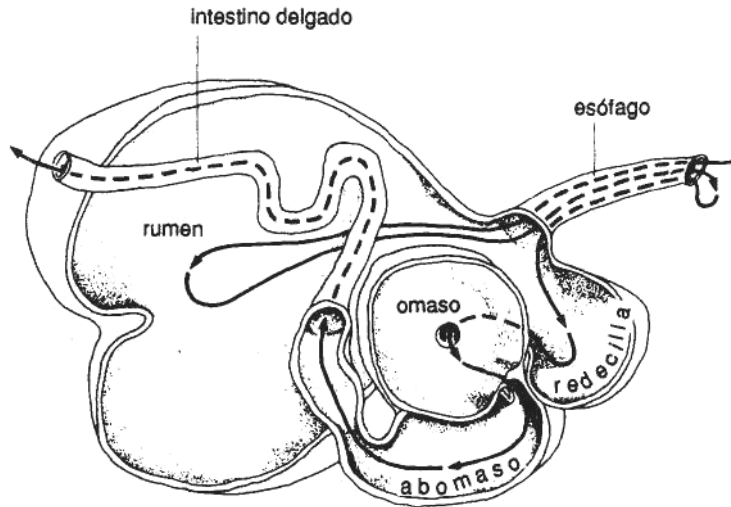


Fig. 16.3 Aparato digestivo de los rumiantes

conduce hasta un órgano de almacenamiento: el **buche** o **estómago**. Estos depósitos de alimento pueden presentarse más de una vez en ciertos aparatos digestivos. Muchos animales que pastan, por ejemplo el caballo, tienen un voluminoso **ciego intestinal**, amplio saco situado en el punto de unión de los intestinos delgado y grueso. En esta estructura se localiza una densa población de bacterias y protozoarios de la celulosa, las cuales ponen a disposición de su hospedero los productos de la degradación de esa sustancia.

EJEMPLO 4 Una adaptación especial para el apacentamiento es la de los rumiantes, grandes mamíferos —como las vacas y los ciervos— que devoran con presteza cantidades sorprendentes de hierbas y malezas y que regurgitan más tarde ese material para volver a masticarlo y completar su procesamiento. El material regurgitado se llama **bolo alimenticio** y la remasticación ayuda a degradar la celulosa.

Con el fin de dar cabida a la gran masa de celulosa ingerida, los rumiantes tienen un estómago integrado por cuatro cámaras (Fig. 16.3). Las primeras dos cámaras, el **rumen** o **panza** y la **redécilla** o **bonete** (de menor tamaño), son en realidad porciones ensanchadas del esófago. El bolo regurgitado se localiza en esas dos cámaras. Hay una vasta colonia de bacterias y protozoarios en el rumen y el bonete, los cuales sirven como tanques de fermentación en los que se procesan lentamente la celulosa y los principales nutrientes. Cabe recalcar que las bacterias del rumen y el bonete sintetizan una cantidad importante de nutrientes. Por otra parte, las bacterias complementan el alimento ingerido, pues grandes cantidades de ellas son arrastradas hacia las cámaras posteriores del estómago y el intestino. Los líquidos y el bolo bien masticado pasan hacia el omaso o **libro** y finalmente

hacia el **abomaso** o **cuajar**, considerado este último como el verdadero estómago de los rumiantes.

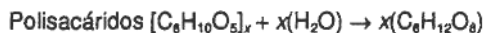
Si el organismo no tuviera una capacidad considerable de almacenamiento, tendría que comer continuamente para mantener un suministro constante de calorías. En el intestino de muchas especies de insectos sobresalen unos apéndices huecos en forma de bolsa, llamados **divertículos**, cuya finalidad es aumentar esa capacidad de almacenamiento. Mientras se alimentan, los organismos están expuestos al ataque de otros, razón por la cual una alimentación prolongada aumenta el riesgo de muerte o lesiones. Asimismo, la incapacidad para almacenar el alimento resultante de la captura de una presa significaría que la mayor parte del alimento así obtenido se desperdiciaría y que la máquina devoradora (el animal) estaría funcionando con mucha ineficiencia.

Después del estómago, el siguiente tramo del aparato digestivo es una estructura larga y tubular denominada **intestino**. En todos los mamíferos, el intestino se divide en un **intestino delgado** extremadamente largo y en un **intestino grueso** más corto. Una buena parte de la digestión química y casi toda la absorción subsecuente de nutrientes por el sistema circulatorio ocurren en el intestino delgado. Existe una variedad de adaptaciones para incrementar la superficie de absorción. Una gran longitud de intestino da origen a una superficie de absorción correspondiente grande (el intestino humano mide más de 6 m de longitud y cuenta con casi 300 m² de área superficial). La longitud relativamente corta del **duodeno** (el primer segmento del intestino delgado) es compatible con esta relación entre el área superficial y la absorción,

ya que en éste se efectúa un mínimo de absorción (y un máximo de digestión). Asimismo, la presencia de una superficie mucho muy plegada incrementa aún más la capacidad de absorción del intestino. Además, la mucosa presenta unas protuberancias dactiliformes muy vascularizadas, denominadas **vellosidades Intestinales**, las cuales contribuyen a aumentar el contacto entre la superficie delimitante y los nutrientes que pasan a lo largo del aparato digestivo. Además, en la superficie de cada célula epitelial de la mucosa hay unas diminutas prolongaciones, las **microvellosidades**, que incrementan aún más el área de absorción.

ENZIMAS DIGESTIVAS

La descomposición mecánica del alimento, que ocurre principalmente en la boca y en el estómago (o la molleja), es acompañada o seguida por la degradación química de los nutrientes, función que depende de catalizadores llamados **enzimas digestivas** (Cuadro 16.1). Dichas enzimas catalizan principalmente reacciones hidrolíticas:



Tradicionalmente, las enzimas que actúan sobre el almidón se llaman **amilasas**, aunque el término más general **carbohidrasas** agrupa a las enzimas que actúan sobre polisacáridos, oligosacáridos, trisacáridos, etc. Las enzimas que ejercen su acción sobre las proteínas son las **proteasas**. La hidrólisis de proteínas recibe el nombre de **proteólisis**. De manera similar, la hidrólisis de grasas neutras (el principal tipo de lípidos que ingresan en el aparato digestivo) se denomina **lipólisis**. La digestión no se realiza en un solo paso; por el contrario, conlleva muchas fases y una serie de enzimas que participan en cada una de las principales degradaciones.

Como se muestra en el cuadro 16.1, los principales grupos de enzimas digestivas provienen del páncreas y del intestino delgado. La digestión mecánica y el almacenamiento del alimento se efectúan en la boca y el estómago; la digestión química es relativamente insignificante en estos órganos. La digestión de las proteínas depende casi exclusivamente de las enzimas proteolíticas secretadas por el páncreas, el cual las envía al duodeno a través del **conducto pancreático**. Recuérdese que la tripsina y la quimotripsina son sintetizadas en forma de zimógenos inactivos (tripsinógeno y quimotripsinógeno), los cuales tienen que ser activados mediante el desprendimiento de un pequeño segmento peptídico. La **enterocinasa** y la tripsina participan en esas conversiones. La **pepsina**, una enzima proteolítica que se localiza en el estómago, también es secretada como **pepsinógeno** inactivo que

se convierte posteriormente en pepsina activa gracias a la acción de pequeñas cantidades de pepsina ya presentes en el estómago (esto es un ejemplo de **autocatalisis**).

La degradación total de las proteínas exige una interacción enzimática extremadamente compleja. La pepsina, la tripsina y la quimotripsina son **endopeptidasas**: éstas hidrolizan los enlaces peptídicos situados en el interior de cadenas polipeptídicas largas. Individualmente, los productos finales de cada enzima son péptidos de longitud moderada; sin embargo, sus efectos combinados dan origen a **oligopéptidos** (moléculas de cadena corta). Estas tres enzimas difieren entre sí en cuanto a especificidad y al extremo del aminoácido (carboxilo o amino) que hidrolizan. La tripsina ataca los enlaces peptídicos adyacentes al carboxilo terminal de los aminoácidos lisina y arginina, en tanto que la quimotripsina actúa específicamente sobre el enlace adyacente al carboxilo terminal de la tirosina, la fenilalanina o el triptófano. La pepsina, que no es un agente proteolítico tan eficaz como la tripsina o la quimotripsina, es una enzima específica para el enlace cercano al amino terminal de la tirosina y la fenilalanina. Esas tres endopeptidasas rompen diversos tipos de cadenas peptídicas largas en fragmentos más pequeños.

Las **exopeptidasas** son enzimas que actúan sobre los extremos de fragmentos peptídicos de cualquier longitud. Las enzimas de este tipo separan el último aminoácido rompiendo un enlace peptídico terminal. Las exopeptidasas pertenecen esencialmente a dos tipos: **carboxipeptidasas**, que son sintetizadas en el páncreas y que rompen el enlace peptídico terminal del extremo carboxílico libre de la cadena peptídica, y **aminopeptidasas**, sintetizadas en el intestino delgado y cuya acción se ejerce sobre los enlaces peptídicos terminales del extremo amínico libre de la cadena peptídica.

Ambas exopeptidasas ejercen sus efectos dentro del intestino delgado. Además de los aminoácidos producidos por las exopeptidasas, también se forman aminoácidos libres mediante la acción de varias **dipeptidasas** que hidrolizan los dipéptidos formados dentro del intestino gracias a la acción combinada de las endopeptidasas. Hay diferentes dipeptidasas, cada una con afinidad hacia dipéptidos específicos.

Aunque la digestión del almidón comienza en la boca con la acción de la amilasa salival, la mayor parte de su digestión ocurre en el intestino delgado. La **amilasa pancreática** es secretada en el duodeno, lugar donde esta enzima degrada el almidón hasta convertirlo en el disacárido maltosa. Después, la enzima **maltasa** interviene para hidrolizar este azúcar doble y convertirlo en dos moléculas de glucosa. De manera similar, la enzima **sacarasa** convierte la sacarosa en los monosacáridos glucosa y fructosa; la enzima **lactasa** transforma la lactosa en glucosa y galactosa.

Cuadro 16.1 Enzimas digestivas

<u>Origen y enzima</u>	<u>Sustrato (sustancia sobre la que se actúa)</u>	<u>Lugar de la acción</u>
Glándulas salivales Amilasa salival (ptialina)	Almidones	Boca
Estómago Pepsina	Proteínas, pepsinógeno	Estómago
Páncreas Amilasa pancreática Lipasa Tripsina Quimotripsina Carboxipeptidasa Desoxirribonucleasa Ribonucleasa	Almidones Grasas Polipéptidos, quimotripsinógeno Polipéptidos, oligopéptidos Polipéptidos DNA RNA	Intestino delgado
Hígado Bilis (emulsificadora)	Glóbulos de grasa	↓
Intestino delgado Aminopectidasa Tripeptidasas Dipeptidasa Maltasa Lactasa Sacarasa Enterocinasa Fosfatasa	Polipéptidos Tripéptidos Dipéptidos Maltosa (azúcar) Lactosa Sacarosa Tripsinógeno Nucleótidos	

El principal agente en la digestión de los lípidos es la **lipasa pancreática**. Esta enzima descompone las moléculas de grasa para convertirlas en glicerol y ácidos grasos. Es auxiliada en su labor por la **bilis**, la cual emulsifica (solubiliza) las grasas en forma de pequeños glóbulos, con lo que aumenta el área superficial disponible para el ataque de la lipasa. La bilis también contribuye a neutralizar el ácido clorhídrico que entra al intestino delgado procedente del estómago.

La bilis es producida por el hígado como parte de la destrucción de los glóbulos rojos, cuya vida termina 90 a 120 días después de su formación. La bilis es un líquido que contiene sales complejas, pigmentos y algunos esteroides. Aunque la bilis es secretada por el hígado, se almacena en la vesícula biliar. Durante la digestión, la bilis de la vesícula es expulsada hacia el duodeno a través del **conducto biliar común**, formado por el **conducto**

hepático proveniente del hígado y el **conducto cístico** proveniente de la vesícula biliar.

Las enzimas son liberadas siempre que es necesario. La coordinación de esa liberación está bajo el control del sistema nervioso autónomo y de una variedad de hormonas producidas dentro del aparato digestivo; de esta manera existe una mayor eficiencia digestiva. El principal tronco nervioso inductor de las respuestas digestivas (contracciones musculares de los órganos digestivos y liberación de enzimas) es el **nervio vago** del sistema nervioso parasimpático. Se recordará que la actividad digestiva (Cap. 15) es suprimida por los estímulos nerviosos simpáticos. Como regla, la estimulación nerviosa es más acentuada en el extremo anterior del aparato digestivo, en tanto que la acción hormonal es más importante en el nivel gástrico y se relaciona principalmente con la conducción de jugos digestivos hacia el intestino.

ASIMILACIÓN DE NUTRIENTES

El segmento inicial del intestino delgado, llamado **duodeno** debido a que una de sus primeras mediciones dio como resultado una longitud de 12 dedos, es el principal sitio de digestión. Conforme el intestino prosigue hacia abajo cambia su nombre a yeyuno, el cual tiene una mayor longitud; es en este segmento y en el terminal o **íleon** donde ocurre la máxima absorción de nutrientes. Por otra parte, en el intestino grueso se absorben principalmente líquidos y minerales.

Los monosacáridos, producto final de la digestión de carbohidratos, son absorbidos directamente por el sistema circulatorio. Un sistema de transporte activo específico para cada uno de los monosacáridos comunes facilita su paso a través de la mucosa intestinal. Un dato interesante es que, a pesar de su importancia central en el metabolismo energético, la glucosa no es conducida tan rápidamente como muchos otros monosacáridos. En el transporte de los azúcares simples también participan la difusión facilitada y, en grado relativamente menor, la difusión sencilla.

La absorción de los productos de la digestión de lípidos es muy compleja. Los ácidos grasos más pequeños se difunden hacia los capilares y de ahí pasan a la circulación general. Los ácidos grasos de mayor tamaño se unen a otras sustancias lipídicas para formar complejas gotitas de lípidos llamados **quilomicrones**. Estos quilomicrones se acumulan en los vasos linfáticos del intestino, denominados **quinteros**. De ahí pasan al torrente sanguíneo. Muchos lípidos ingresan en las células de la mucosa como monoglicéridos y diglicéridos y pueden sufrir cambios intracelulares en cuanto a su grado de esterificación. Es probable que el colesterol llegue al hígado como parte de un quilomicrón o en forma de colesterol esterificado. Una vez en el hígado, el colesterol es modificado para su exportación o bien se almacena. El hígado también sintetiza colesterol a partir de materias primas más pequeñas.

Por lo regular, los aminoácidos y los oligopéptidos son transportados hacia los lechos capilares del intestino mediante transporte activo. En pocas ocasiones la difusión pasiva actúa como medio de absorción. Los polipéptidos y las proteínas no pueden atravesar la membrana de la mucosa.

Estos productos finales de la digestión, que finalmente van a parar a la circulación general, son usados por diversos órganos vecinos o distantes como combustible o como materia prima para la síntesis de compuestos estructurales. De tiempo atrás se sabe que la mayoría de los nutrientes pueden ser convertidos en otros sin mayor dificultad. La excepción es la interconversión de ácidos grasos a carbohidratos o proteínas. Las demás transformaciones ocurren fácilmente.

El hígado es el órgano donde se llevan a cabo la mayoría de las interconversiones metabólicas (Cap. 5).

Gracias a que está situado entre el aparato de entrada (aparato digestivo) y la circulación general, este órgano metabólicamente "talentoso" y sumamente activo se encuentra en una posición idónea para responder a las necesidades metabólicas generales del cuerpo. En muchos casos, hormonas provenientes de órganos distantes influyen sobre la actividad metabólica del hígado, contribuyendo así al mantenimiento de la homeostasis.

EJEMPLO 5 Poco después de la ingestión de alimentos, la concentración de azúcar de la sangre empieza a elevarse conforme se van digiriendo los carbohidratos y se van absorbiendo los monosacáridos resultantes. En respuesta a esa hiperglucemia (alta concentración de azúcar en la sangre) incipiente, el páncreas secreta insulina. La insulina actúa sobre el hígado provocando la movilización enzimática necesaria para la formación de glucógeno, de tal manera que el exceso de azúcar presente en la sangre como resultado de la digestión sea retirado y almacenado como glucógeno. Las enzimas necesarias para la lipogénesis también aumentan su concentración a fin de convertir el azúcar en ácidos grasos, los cuales son una forma química más rica en calorías. Por otra parte, la permeabilidad a la glucosa aumenta en ciertos tejidos periféricos, como el muscular y el adiposo, con lo que el azúcar en la sangre disminuye su concentración. Por el contrario, cuando falta alimento la situación se invierte. (Cap. 15).

EQUESTIÓN

En los seres humanos, el intestino delgado se une al grueso a varios centímetros del extremo proximal de este último, en vez de unirse extremo con extremo. El saco que se forma en el extremo ciego del intestino grueso recibe el nombre de **ciego** (Fig. 16.2). En el extremo del ciego hay un tubo estrecho que cuelga hacia la cavidad abdominal denominado **apéndice vermiforme**, nombre que obedece a su carácter de estructura "adherida" y a su aspecto de gusano.

El segmento inicial del intestino grueso es el **colon** ascendente, llamado así porque el líquido residual de la digestión (quimo) se mueve en dirección anterior o ascendente. Después, el colon continúa en dirección transversal al cuerpo para formar el **colon transversal** horizontal. La siguiente curvatura da origen al **colon descendente**, el cual finaliza en el **recto**, un segmento corto y tubular donde se deposita el material (las **heces**) que va a ser eliminado del cuerpo. El movimiento de salida de las heces a través del orificio terminal (**ano**) del aparato digestivo es la **egestión** o **defecación**. Gracias a que durante el recorrido del quimo a lo largo del intestino grueso éste último absorbe gran cantidad de agua y minerales, las heces presentan una consistencia semisólida, a menos que haya **diarrea** (excesiva defecación de heces muy acuosas). Más del 60 % del peso de la masa fecal está integrado por bacterias muertas, lo cual revela cuan

numerosas son éstas en el intestino grueso. Dichas bacterias intervienen en la absorción de agua y minerales, producen ciertas vitaminas y mantienen la actividad intestinal normal. Por lo común, las alteraciones digestivas causadas por los antibióticos se deben a que estos también destruyen las bacterias intestinales.

Cuando las heces fecales llenan el recto se dispara un reflejo (Cap. 22) en el cual la porción inferior extrema de la médula espinal envía impulsos motores al colon, con lo que aumenta la actividad muscular. Estas contracciones, acopladas con la relajación de los esfínteres de la región anal, ejercen presión sobre el contenido del recto y de esta manera se expulsan las heces. La coordinación de estos movimientos es controlada por un centro de defecación situado en el **bulbo raquídeo** encefálico, región neuronal situada en el límite entre el encéfalo y la médula espinal. La defecación no es totalmente involuntaria, excepto en condiciones extremas; por ejemplo, morir ejecutado o experimentar una situación de terror avasallador. En tales casos, la estimulación masiva del nervio vago provoca la defecación y, comúnmente, también la expulsión de orina. En circunstancias normales es posible inhibir el impulso de defecación mediante contracciones voluntarias de los músculos pélvicos y del esfínter anal. La continua supresión de los ritmos normales de defecación puede provocar estreñimiento, es decir, incapacidad crónica de defecar regularmente o bien dificultad para hacerlo.

16.3 EL HÍGADO DE LOS VERTEBRADOS

En los vertebrados, el hígado es el órgano interno más voluminoso del cuerpo y, quizá, también el más diverso. Este órgano fue precedido evolutivamente por el **hepatopáncreas** de los invertebrados, si bien este último es mucho menos versátil en **b** que respecta a funciones metabólicas. Se considera que la evaginación intestinal que forma el ciego hueco del anfióxico (un pariente muy cercano de los vertebrados) es el primer **homólogo** (órgano semejante por su desarrollo) verdadero del hígado.

En los seres humanos, el hígado es un órgano cu-neiforme de gran tamaño dividido en dos lóbulos principales. En todos los vertebrados funciona a la vez como **glándula exocrina** (que libera sus secreciones a través de conductos definidos) y como **glándula endocrina** (que secreta sustancias directamente en el torrente sanguíneo). Estas funciones glandulares se efectúan además de los importantes ciclos de interconversiones metabólicas que tienen lugar en ese órgano. Asimismo, el hígado se encarga de producir albúmina, colesterol y fibrinógeno (factor de coagulación sanguínea) y de almacenar hierro y ciertas vitaminas liposolubles como la A y la D. Además, es el sitio donde se destruyen los glóbulos rojos obsoletos y donde se realiza la conversión de la

hemoglobina en sales y pigmentos biliares. En los embriones de los vertebrados da origen a los glóbulos rojos.

Bajo la influencia de los glucocorticoides, el hígado convierte aminoácidos en pequeñas reservas de proteínas y también en glucosa (durante la glucogénesis).

Otra de sus funciones es purificar la sangre librándola de partículas inútiles; por ejemplo, glóbulos rojos en degeneración, cuerpos extraños al sistema circulatorio y materias primas del propio organismo pero no asimiladas. En los **sinusoides** (capilares) del hígado abundan unos macrófagos de gran tamaño denominados **células de Kupfer**, los cuales engloban materia en forma de partículas. También se observan otros tipos de macrófagos cuya función es limpiar la sangre de grandes conglomerados moleculares. Una vez adentro de las **células parenquimatosas** del hígado, los fragmentos de glóbulos rojos fagocitados se convierten en bilis. A pesar de que la mayor parte de la degradación de los eritrocitos comienza en el bazo y en la médula ósea, la formación de bilis corresponde al hígado.

El hígado también se ocupa de degradar muchas toxinas, transformándolas de esa manera en sustancias inocuas para el organismo. Esta labor puede llevarse a cabo por **oxidación, metilación, hidroxilación o conjugación** con unidades orgánicas como el ácido glucurónico. Aunque el hígado excreta muchas de esas toxinas neutralizadas también puede concentrarlas en sus **lóbulos**. Por esta razón se sugiere no comer el hígado de animales que producen venenos o que pudieran haberlos acumulado por ingestión.

Mediante la síntesis de enzimas, el hígado puede reducir las concentraciones de ciertas sustancias potencialmente dañinas. Por ejemplo, la colinesterasa del suero, sintetizada por el hígado, ayuda a mantener la acetilcolina en niveles manejables. Por otra parte, los sistemas hepáticos que intervienen en la detoxificación inactivan diversas hormonas. Estos sistemas también esterifican el colesterol. Puesto que un hígado enfermo no puede desempeñar sus funciones, las personas con mal funcionamiento hepático son muy vulnerables a la intoxicación por medicamentos, a la toxemia y a la acumulación de hormonas.

16.4 DIETA Y SALUD

Como se señaló en capítulos anteriores (3, 5 y 15), somos literalmente lo que comemos. Esto no sólo se refiere a que el material de que está constituido nuestro cuerpo proviene del alimento que consumimos ni a que dependemos de lo que ingerimos para tener la energía necesaria para impulsar nuestro "motor" vivo. Más que eso, significa que nuestro buen funcionamiento, nuestra personalidad, nuestra manera de ver las cosas, nuestro bienestar e incluso nuestra capacidad de aprendizaje y

desarrollo se relacionan con el alimento que ingerimos. Es muy factible que la incapacidad de muchos países subdesarrollados para incrementar sus recursos agrícolas o para adquirir una economía industrial se relacione con una deficiencia alimentaria que reste vigor a sus ciudadanos.

Algunas enfermedades pueden ser tratadas con buenos resultados introduciendo variaciones específicas en la alimentación. Por ejemplo, la reducción del consumo de sal es una práctica médica muy común para el tratamiento de la **hipertensión** (presión arterial alta). La **enteropatía del gluten**, enfermedad causada por una respuesta alérgica a los productos de trigo, se alivia eliminando dichos productos de la dieta. Las deficiencias de minerales, por ejemplo la falta de calcio durante el embarazo, se combate fácilmente suministrando el mineral faltante, aunque en muchos casos también es necesario suministrar hormonas para que dicho mineral pueda ser efectivamente aprovechado.

EJEMPLO 6 La osteoporosis se debe a la pérdida de hueso. La mayor frecuencia de esta enfermedad se observa entre las mujeres caucásicas de edad avanzada. Si se trata únicamente con calcio a las mujeres afectadas, a menudo no responden al tratamiento. Sin embargo, el calcio administrado junto con dosis de progesterona se traduce en una evidente mejoría, con lo cual disminuye el riesgo de una fractura como consecuencia de la pérdida de hueso.

En cuanto a las proteínas (Cap. 3), se debe consumir suficientes aminoácidos para compensar la pérdida de nitrógeno, pero además es necesario ingerir continuamente aminoácidos **esenciales**, ya que estos no pueden ser sintetizados por el organismo. Asimismo, ciertos ácidos grasos son esenciales y deben estar presentes en los alimentos. Por tanto, la **desnutrición**, es decir, la ingestión de nutrientes en cantidad insuficiente para obtener el mínimo necesario a fin de mantener la salud, puede deberse tanto a deficiencias cuantitativas o cualitativas. Otra posible complicación es la incapacidad para digerir, absorber o procesar de alguna otra manera el alimento ingerido.

EJEMPLO 7 La mayoría de la gente de muchas regiones de África y Asia no pueden asimilar la **lactosa** presente en la leche de casi todos los mamíferos. Para digerir este disacárido es necesaria la presencia de **lactasa**; la mayoría de los negros y los asiáticos no sintetizan esa enzima. La lactosa sin digerir aumenta la presión osmótica, por lo que se acumula líquido en la luz intestinal provocando retortijones y diarrea. También pueden aparecer trastornos digestivos más tarde, en el momento de la digestión de la lactosa por fermentación bacteriana en el intestino grueso, debido a la producción concomitante de grandes cantidades de gas. La leche es un alimento casi perfecto para casi todos los mamíferos en edad de lactancia, pero en los adultos su utilidad es

muy limitada, especialmente en los seres humanos de los países del tercer mundo. Para esta gente el consumo de leche puede representar más bien un riesgo. Por consiguiente, muchos países occidentales optaron por eliminar la leche en polvo de los productos alimenticios que envían como ayuda emergente a los países subdesarrollados.

Afortunadamente, los productos fermentados de leche como el queso, el requesón y el yogurt no contienen la molesta lactosa, que es degradada por las bacterias fermentadoras. Estos nutritivos productos sí pueden ser consumidos por los grupos étnicos que perdieron el alelo para la síntesis de lactasa en el transcurso de su evolución.

16.5 EL CASO ESPECIAL DE LAS VITAMINAS

Las vitaminas son sustancias orgánicas especiales necesarias en pequeñas cantidades para el mantenimiento de la vida. Por lo general participan como coenzimas (Cap. 5) en una variedad de reacciones metabólicas. Su ausencia puede provocar enfermedades específicas según la vitamina de que se trate.

EJEMPLO 8 Los navegantes ingleses que se embarcaban en largos viajes por mar siempre llevaban limones consigo. De ahí que a los marinos ingleses se les dé el sobrenombre de "limones". Los marineros que comían limones con regularidad no se enfermaban de **escorbuto**, enfermedad que afligía a los marineros de otras naciones. Los principales síntomas de esta enfermedad son sangrado abundante de las encías, lenta cicatrización de heridas y fracturas y fatiga general. No fue sino hasta el siglo xx cuando los científicos descubrieron que el escorbuto proviene de la deficiencia de **vitamina C** (ácido ascórbico), vitamina hidrosoluble particularmente abundante en las frutas cítricas y en muchas verduras.

Para la nutrición humana son importantes 12 vitaminas. Suelen ser identificadas por medio de letras, pero también poseen nombres químicos. Algunas son hidrosolubles mientras que otras son liposolubles (Cuadro 16.2). Por lo regular, las vitaminas liposolubles, en especial la D y la A, son dañinas si se toman en dosis excesivas. Las vitaminas hidrosolubles, como la C y el complejo B, tienen menor probabilidad de causar daños si se ingieren en dosis altas.

Los beneficios de tomar vitaminas para evitar serias deficiencias vitamínicas están bien estudiados. Son muy claros los efectos escorbúticos de la deficiencia de vitamina C, los graves deterioros neurológicos y del crecimiento provocados por la **pelagra** —debida a una deficiencia de niacina— y los daños que causa al sistema nervioso central el **beriberi** ocasionado por la falta de tiamina (vitamina B₁); además, todos esos trastornos pueden prevenirse mediante dietas que contengan dichas

vitaminas. Sin embargo, existe una considerable controversia sobre las posibles ventajas de que una persona saludable ingiera dosis extra de vitaminas. Muchos

expertos en el campo de la salud sostienen que éstas sólo se necesitan en pequeñas cantidades y que una dieta bien balanceada proporciona las dosis requeridas.

Tabla 16.2 Vitaminas

Nombre técnico, fórmula y nombre común	Fuentes Importantes	Funciones	Resultado de la deficiencia o la ausencia (en el ser humano, salvo cuando se indica otra cosa)
Vitaminas liposolubles:			
A ($C_{20}H_{30}O$), antixerofáltica	Forma vegetal (caroteno, $C_{40}H_{56}$) en las hojas verdes, las zanahorias, etc.; en el hígado es convertida en la forma animal ($C_{20}H_{30}O$) y está presente en el aceite de hígado de pescado (tiburón); ambas formas se encuentran en la yema de huevo, la mantequilla y la leche	Mantiene la integridad de los tejidos epiteliales, sobre todo de las membranas mucosas; necesario como parte del púrpura visual en la retina del ojo	Xeroftalmía (córnea seca, sin secreción de lágrimas), frinodermia (piel de sapo), ceguera nocturna, retraso del crecimiento, difteria nutricional en las aves
D ($C_{28}H_{44}O$), antirraquítica	Aceites de hígado de pescado, en particular el de atún y menos el de bacalao; grasa de res; también por exposición de la piel a la radiación ultravioleta	Regula el metabolismo del calcio y el fósforo; promueve la absorción de calcio en el intestino; necesaria para el crecimiento y la mineralización normales del hueso	Raquitismo en los niños (huesos blandos, elásticos y a menudo deformes); osteomalacia (huesos blandos), afecta en particular a las mujeres asiáticas
E o tocoferol ($C_{29}H_{50}O_2$), antiesterilidad	Hojas verdes, aceite de germen de trigo y otras grasas vegetales, carne y leche	Antioxidante; mantiene la integridad de las membranas	Esterilidad en las aves y las ratas machos, degeneración de los testículos con falla de la espermatogénesis, perturbaciones del crecimiento embrionario, parálisis de los lactantes y distrofia muscular de los animales jóvenes
K ($C_{55}H_{74}O_2$), antihemorrágica	Hojas verdes, también ciertas bacterias; por ejemplo, las de la flora intestinal	Esencial para la producción de protrombina en el hígado; necesaria para la coagulación de la sangre	Necesaria para el metabolismo de los carbohidratos; el pirofosfato de tiamina es una coenzima esencial para el metabolismo del piruvato (estimula el crecimiento de las raíces en las plantas)
Vitaminas hidrosolubles: Complejo B Tiamina (B ₁) ($C_{12}H_{17}ON_4S$), antineurítica	Levadura de cerveza, gérmenes de cereales (sobre todo de trigo, cacahuete y otras semillas de leguminosas), raíces, yema de huevo, hígado y carne magra	Necesaria para el metabolismo de los carbohidratos; el pirofosfato de tiamina es una coenzima esencial para el metabolismo del piruvato (estimula el crecimiento de las raíces en las plantas)	Cuando la alimentación se basa en el arroz sin cascarilla, beriberi (inflamación de los nervios); pérdida del apetito, con reducción del tono muscular y menor movilidad del aparato digestivo; suspensión del crecimiento; polineuritis (inflamación de los nervios) en las aves

Tabla 16.2 (continuación)

Nombre técnico, fórmula y nombre común	Fuentes Importantes	Funciones	Resultado de la deficiencia o la ausencia (en el ser humano, salvo cuando se indica otra cosa)
Riboflavina (B ₂) (C ₁₇ H ₂₀ O ₆ N ₄)	Hojas verdes, leche, huevos, hígado y levadura de cerveza	Esencial para el crecimiento; forma el grupo prostético de las enzimas FAD relacionadas con el metabolismo intermedio de los alimentos y el sistema de transporte de electrones	Quelosis (inflamación y cuarteadura de las comisuras de los labios), trastornos digestivos, "hígado amarillo" de los perros, parálisis del dedo del pie curvado en los
Ácido nicotínico o niacina (C ₉ H ₅ O ₂ N), antipelagra	Hojas verdes, germen de trigo, yema de huevo, carne, hígado, levadura de cerveza	Forma el grupo activo del NAD, el cual participa en las reacciones de deshidrogenación	pollos, cataratas Pelagra en los seres humanos y los monos, pelagra porcina, lengua negra en los perros, perosis en las aves
Ácido fólico (C ₁₉ H ₁₉ O ₆ N ₇)	Hojas verdes, hígado, soja, levadura de cerveza, yema de huevo	Esencial para el crecimiento y la formación de células sanguíneas; coenzima relacionada con la transferencia de unidades de un solo carbono durante el metabolismo	Anemia, hemorragia renal y esprue (mala absorción Intestinal) en el ser humano; citopenia nutricional (reducción de los elementos celulares de la sangre) en los monos; crecimiento lento y anemia en pollos y ratas
Piridoxina (B ₆) (C ₈ H ₁₇ O ₂ N)	Levadura de cerveza, cereales, carne, huevos, leche e hígado	Presente en los tejidos como fosfato de piridoxal, el cual sirve como coenzima en la transaminación y en la descarboxilación de aminoácidos	Anemia en perros y cerdos; dermatitis en ratas; parálisis (y muerte) en cerdos, ratas y pollos; retraso del crecimiento
Ácido pantotónico (C ₉ H ₁₇ O ₅ N)	Levadura de cerveza, melaza de caña, cacahuates, yema de huevo, leche e hígado	Forma coenzima A, la cual cataliza la transferencia de varios grupos carboxilados y participa en el metabolismo de carbohidratos y lípidos	Dermatitis en pollos y ratas, encanecimiento del pelo en las ratas negras, "paso de ganso" y degeneración neural en los cerdos
Biotina (vitamina H) (C ₈ H ₁₆ O ₃ N ₂ SI)	Levadura de cerveza, cereales, melaza de caña, yema de huevo, hígado, verduras, frutas frescas	Esencial para el crecimiento; participa en la fijación del CO ₂ y en la oxidación y síntesis de ácidos grasos	Dermatitis con engrosamiento de la piel en ratas y pollos; perosis en las aves
Cianocobalamina (B ₁₂) C ₆₃ H ₉₀ N ₁₄ O ₁₄ PCO	Hígado, pescado, carne, leche, yema de huevo, ostras, bacterias y fermentaciones de <i>Streptomyces</i> ; sólo las bacterias pueden sintetizarla	Formación de células sanguíneas, crecimiento; coenzima relacionada con la transferencia de grupos metílicos y con el metabolismo de los ácidos nucleicos	Anemia perniciosa, crecimiento lento de los animales pequeños; enfermedad desgastante en los rumiantes
C o ácido ascórbico (C ₆ H ₈ O ₆)	Cítricos, jitomate, verduras; también la sintetizan los animales (excepto los primates y los conejillos de Indias)	Mantiene la integridad de las paredes capilares; participa en la formación del "cemento intercelular"	Escorbuto (sangrado de las mucosas, debajo de la piel y en las articulaciones) en los seres humanos y los conejillos de Indias

Procedencia: T. I. Storer, R. L. Usinger, R. C. Stebbins y J. W. Nybakken, *General Zoology*, 6ª ed., McGraw-Hill, Nueva York, 1979.

Una de las controversias se refiere a las funciones de la vitamina E. Ésta desempeña una evidente función como factor de antiesterilidad en las ratas, especialmente en los machos. Sin embargo, en los seres humanos no se ha podido determinar con claridad cuál es su función. Hasta hoy no ha sido posible verificar las afirmaciones de que el α -tocoferol (su nombre químico) es necesario para la coagulación o de que ayuda a prevenir los ataques cardíacos. Lo que sí abunda son pruebas anecdóticas de todo tipo de efectos milagrosos de la vitamina E y de otras vitaminas, pero no basta con escuchar todas estas historias para establecer una conexión causal. La comprobación científica demanda un riguroso análisis de tales efectos en un gran número de casos en cuyo protocolo experimental se incluyeron controles cuidadosamente diseñados.

Una controversia ya clásica se relaciona con la posible función que las dosis masivas de vitamina C pueden desempeñar en la prevención de los resfriados. Dado que esa prescripción fue planteada por el laureado Nobel Dr. Linus Pauling, muchas personas ignorantes en la materia se dejaron impresionar por los argumentos y empezaron a tomar grandes dosis de vitamina C, especialmente cuando sentían venir un resfriado. Estas primeras afirmaciones, publicadas en la década de 1960, no han podido ser corroboradas del todo aunque sí hay algunos indicios de que en ciertos casos los síntomas de resfriado pueden mitigarse con grandes dosis de vitamina C.

A pesar de que las vitaminas no son excesivamente caras y de que sólo en raros casos la mala absorción puede producir en efecto una deficiencia vitamínica, se debe tener precaución en el empleo de los complementos vitamínicos. Las megadosis de vitamina C llegan a provocar cálculos en los riñones y las vitaminas liposolubles (A, D, E, y K) también pueden ser perjudiciales si se consumen en exceso. Esto ocurre sobre todo en el caso de las vitaminas A y D, ya que se han descubierto efectos nocivos tanto en fetos como en adultos.

16.6 OBESIDAD Y TRASTORNOS DIETÉTICOS

Por lo común, los animales en su medio natural sólo consumen el alimento necesario para compensar su gasto de energía de modo que no sufren cambios muy evidentes en su peso corporal, principalmente los debidos a la acumulación de grasa. Sin embargo, en los animales domésticos o los que están cautivos en zoológicos puede ocurrir una alteración de la homeostasis y se observa obesidad. Por definición, hay **obesidad** cuando el peso corporal rebasa en 25% o más el estándar deseable. El sobrepeso puede deberse a una **adiposidad** excesiva [hiperplasia o hipertrofia del tejido adiposo (grasoso); en la Fig. 16.4 se muestra un adipocito]. No se considera como obesidad el incremento de la masa muscular; por

ejemplo el resultante de un programa de levantamiento de pesas. Se recordará (Cap. 4) que la **hiperplasia** es un incremento en el número de células de un tejido y que la **hipertrofia** es un aumento de tamaño debido al crecimiento de las células individuales.

En condiciones de total reposo y sin que exista estrés metabólico, una persona de 70 kg de peso consume aproximadamente 68 cal/h. En un trabajo de tipo sedentario, la misma persona puede consumir hasta 2300 cal diarias. Como podrá verse, la alimentación occidental rebasa en promedio ese número de calorías, de modo que las personas que no gastan energía mediante programas regulares de ejercicio corren el riesgo de sufrir aumentos de peso que van en contra de la estética y de la salud. La obesidad en sí no es considerada patológica, mas su presencia complica enfermedades preexistentes, sobre todo los trastornos cardiovasculares, la diabetes, la artritis e incluso la tendencia al cáncer.

La capacidad de convertir los alimentos recién ingeridos en formas combustibles almacenables a largo plazo (grasa) es considerada como un importante avance evolutivo de las aves y especialmente de los mamíferos. La eficiencia de este proceso está vinculada con la refinada versatilidad metabólica del tejido adiposo, en el cual se pensaba equivocadamente hace tiempo como un simple recipiente donde se almacenaban los lípidos producidos en otra parte del cuerpo. Sin embargo, esta maravillosa capacidad de convertir y almacenar calorías en forma de grasa, aunque importante para sobrevivir en condiciones de escasez de alimento, se convierte en una amenaza para la salud cuando se dispone de toda clase de tentadores platillos presentados y anunciados seductoramente. En los seres humanos, un conjunto de sutiles deseos y respuestas determina cuándo empieza el acto de alimentarse, durante cuánto tiempo proseguirá y en qué momento terminará. En este fenómeno intervienen el apetito y el hambre. Según el eminente nutriólogo Jean Mayer, el **apetito** es un conjunto de sensaciones, por lo general placenteras, "mediante las cuales se percata uno del deseo y de la anticipación por ingerir alimentos deliciosos". El **hambre** es una ansia mucho más intensa y difusa por cualquier clase de alimento y que aparece después de un periodo más o menos largo de privación alimenticia. La satisfacción del hambre y del apetito trae consigo una sensación de llenura, de satisfacción, la cual evita que se continúe comiendo. Estas sensaciones reciben el nombre de **saciedad** y están controladas por centros de saciedad ubicados en el hipotálamo. Otros centros hipotalámicos están vinculados al hambre y al apetito.

Al parecer, la regulación normal de la ingestión de comida depende de fenómenos fisiológicos que ocurren en el estómago y el intestino, en el encéfalo y en el sistema circulatorio. También se ha demostrado que la actividad física se relaciona con el control apropiado de la alimentación. Los periodos prolongados de esfuerzo

excesivo pueden provocar un ajuste de la ingestión de calorías a un nivel por abajo del necesario para el mantenimiento del peso corporal, con lo que se llega a una condición de bajo peso. Por el contrario, una actividad física demasiado escasa puede relacionarse con excesos en el comer y producir obesidad. Sólo cuando se tiene un régimen adecuado de actividad física funciona de manera correcta el control del apetito. Las investigaciones sobre la obesidad confirman que los individuos que la padecen no son sujetos glotones o personas carentes de autocontrol, sino las víctimas de mecanismos homeostáticos alterados muy difíciles de corregir.

La **anorexia nerviosa** es una enfermedad similar a la obesidad en cuanto a que ambas son manifestaciones de un mal funcionamiento del sistema de control alimenticio. Esta grave enfermedad, que se observa casi siempre en mujeres adolescentes en las sociedades occidentales, se debe a un temor obsesivo a la obesidad, lo que impulsa a mujeres de peso normal o bajo a dejar de comer hasta morir de hambre. Aunque quizá parezca sencillo intervenir y obligarlas a comer, lo más frecuente es que la intervención ocurra demasiado tarde para dar marcha atrás al proceso de inanición. Al parecer, la anorexia es un problema de índole psicológica, sin embargo los procedimientos terapéuticos comunes y corrientes han tenido poco éxito en su tratamiento.

La bulimia es otro trastorno dietético que se manifiesta principalmente en mujeres jóvenes de países ricos, aunque también lo llegan a padecer personas un poco mayores. Los bulímicos ingieren cantidades impresionantes de comida y a continuación se provocan el vómito. Esta conducta anómala no provoca aumento de peso ni inanición. El problema son las lesiones estomacales, especialmente las hemorragias relacionadas con los violentos accesos de vómito. A causa de su grotesco comportamiento, quienes padecen bulimia se aíslan de su familia y sus amigos, cayendo por ello en estados depresivos.

16.7 ENFERMEDADES POR DEFICIENCIA

La inanición general, en la cual no se satisfacen las necesidades calóricas debido a que no existe una ingestión suficiente de carbohidratos y grasas, es mortal pero por b común sólo ocurre en ciertas regiones subdesarrolladas del mundo. En África, el **marasmo** es una enfermedad caracterizada por una lenta inanición. En muchos casos se consumen calorías suficientes para evitar la muerte, pero se carece de algunos nutrientes específicos o estos se presentan en cantidades peligrosamente esca-

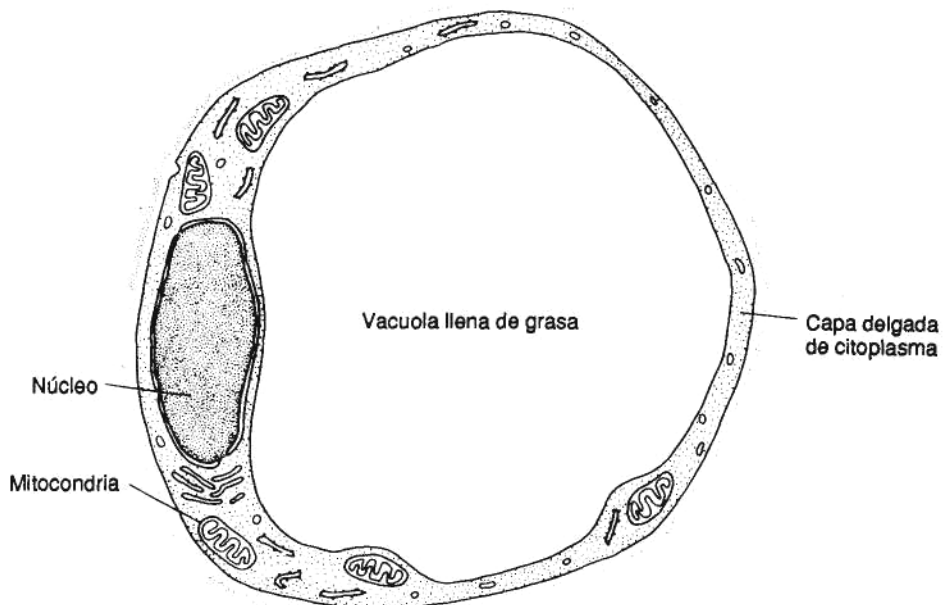


Fig. 16.4 Adipocito

sas. El **kwashiorkor**, bastante común en la región africana del sub-Sahara, es una enfermedad ocasionada por deficiencia de proteínas. Desafortunadamente, los alimentos ricos en proteína, como la carne de res y de cerdo, son mucho más caros que los alimentos con alto contenido de carbohidratos o incluso de grasa. Aun cuando las necesidades calóricas sean satisfechas, la falta prolongada de proteínas es causa de deterioro de los tejidos y de pérdida de estructuras vitales. Para mantener el balance de nitrógeno no basta con que el alimento consumido tenga suficiente proteínas, sino que éstas deben contener además los aminoácidos esenciales necesarios para sintetizar proteínas completas.

Las enfermedades por deficiencia más dramáticas son las vinculadas a ciertas carencias vitamínicas. Ya se mencionó al escorbuto como una enfermedad provocada por falta de vitamina C. Esta **avitaminosis** (síndrome asociado con la carencia de vitaminas) consiste en la incapacidad para formar el cemento intercelular que mantiene a las células unidas; por ejemplo, la membrana **endotelial** (revestimiento interno) de los lechos capilares. La coherencia del tejido conectivo es inadecuada y eso afecta negativamente la respuesta a las infecciones.

La niacina, que forma parte del complejo vitamínico B, acaba por integrarse a las coenzimas NAD y NADP. Su ausencia perjudica los procesos metabólicos que abastecen de energía a la célula. El sistema nervioso es particularmente sensible a este tipo de deficiencias, de modo que el trastorno causado por la deficiencia de niacina, la **pelagra**, incluye mal funcionamiento neural; por ejemplo, retraso mental, falta de agudeza y desvanecimientos. La deficiencia de vitamina B₁₂ provoca **anemia perniciosa**, una insuficiencia crónica de hemoglobina que fue mortal hasta que se descubrió su etiología (causa). El ácido fólico es otra vitamina del complejo B que influye sobre la formación de los glóbulos rojos pero interviene principalmente en la síntesis de nucleótidos.

Entre las vitaminas liposolubles, la deficiencia de vitamina A provoca ceguera nocturna. Esto se debe a que el pigmento visual necesario para ver en condiciones de poca iluminación, para cuya síntesis es indispensable la vitamina A, no se produce en cantidad suficiente. La deficiencia de vitamina D es causa del **raquitismo**, un defecto en la formación de los huesos debido a mala absorción y asimilación del calcio.

PROBLEMAS RESUELTOS

16.1 Tomando por base las descripciones de las siguientes fórmulas dentales, mencione los hábitos alimenticios más probables de los animales a los que pertenece cada fórmula: a) dientes delgados y puntiagudos, curvados hacia atrás y todos más o menos del mismo tamaño; b) seis incisivos en el maxilar inferior (ninguno en el superior) seguidos por un espacio y a continuación varios premolares y molares planos en ambos maxilares; c) incisivos, caninos muy desarrollados, premolares con cúspides bien definidas y menor número de molares.

a) Esta fórmula **homodonta** (dientes de igual forma) es característica de las serpientes. Puesto que devoran enteras a sus presas no necesitan variedad en sus piezas dentales para desmenuzar el alimento. Como carecen de extremidades, la mayoría de las serpientes sólo pueden asir eficazmente a sus presas con la boca, por lo que sus dientes son agudos y están curvados hacia atrás para dificultar el escape de su presa y ayudar a que ésta descienda por la garganta, b) Los herbívoros pacedores

y ramoneadores poseen fórmulas **heterodontas**; utilizan los seis incisivos inferiores para arrancar hierba y hojas y luego emplean sus premolares y molares planos como superficies trituradoras para romper la celulosa de la vegetación que comen, c) Los caninos muy desarrollados son característicos de animales (en especial los cánidos) que necesitan desgarrar carne; los premolares y molares aguzados sirven para cortar la carne y separarla del hueso.

16.2 En situaciones de emergencia la boca se pone "pastosa" (excepcionalmente seca). ¿A qué se debe esto?

Como se vio en el capítulo 15, en situaciones de tipo "lucha o escape" el sistema nervioso simpático reduce la actividad de procesos vegetativos como la digestión. Por este motivo, dado que forman parte del aparato digestivo, las glándulas salivales dejan de producir saliva y la boca se seca.

16.3 La mayor parte de los animales son incapaces de digerir la celulosa, por lo que el pasto, un tipo

vegetal que crece dondequiera, no puede satisfacer sus necesidades nutricionales. Entonces, ¿cómo es posible que algunos animales la utilicen como alimento y que algunos insectos como las termitas incluso se alimenten con madera?

Con excepción de ciertas especies de insectos, ningún animal sintetiza su propia celulasa (una enzima). Sin embargo, los animales que pueden subsistir comiendo hierba o madera mantienen por lo general una relación simbiótica con bacterias o protozoarios capaces de sintetizar la celulasa. Sin esta enzima no podría degradarse la celulosa. En el caso de las termitas, las cuales causan mucho daño a las estructuras de madera (su alimento principal), la relación simbiótica es con unos protozoarios flagelados que habitan dentro de su estómago. Dado que estos protozoarios son indispensables para digerir la celulosa de la madera, estos insectos cuentan con complicados mecanismos para asegurar la presencia de estos dentro de su cuerpo. Por ejemplo, las termitas jóvenes son coprófagas, es decir, comen las heces de los adultos de la colonia. Es muy probable que la necesidad de reinfectar con los protozoarios a las termitas jóvenes haya sido el factor principal de la tendencia evolutiva de estos insectos hacia la organización social.

16.4 Enumere tres ventajas resultantes de que los animales tengan gran capacidad de almacenamiento interno de nutrientes.

1. Permite contar con tiempo adicional para que los microorganismos degraden la celulosa y, por consiguiente, aumenta la eficiencia digestiva.
2. Reduce el número de veces que el animal tiene que aventurarse en busca de alimento, con lo cual se reduce a la vez el número de veces en que está expuesto a la depredación.
3. Sin esta capacidad, en algunas ocasiones los animales tendrían que dejar atrás parte de su presa y eso significaría desperdiciar parte de la energía invertida en su captura.

16.5 El **vómito** es la expulsión violenta de jugos digestivos y comida parcialmente digerida desde la región superior del aparato digestivo. Este fenómeno se basa en la acción del sistema nervioso, fundamentalmente del tronco parasimpático (vago), y es coordinado por un centro ubicado en el bulbo raquídeo. Por lo general, el vómito se inicia con una fuerte sensación de náusea y con una excesiva salivación que inunda la boca. A continuación, la región duodenal del intestino y la parte inferior del estómago (el píloro) se contraen y lanzan el contenido alimenticio hacia la parte superior del estómago. Después se produce una profunda

Inhalación (aspiración), el esófago se relaja y enseguida sobreviene una serie de contracciones abdominales espasmódicas acompañadas de contracciones estomacales. La combinación de todas estas respuestas fuerza al líquido y al alimento parcialmente digerido a subir a través del esófago y a salir por la boca. La **glotis** u orificio de comunicación con la tráquea se mantiene cerrada mientras dura esta evacuación forzosa; de esta manera se evita el atragantamiento. ¿Qué función cree el lector que cumpla el reflejo de vómito?

El vómito es una respuesta que se produce cuando hay irritación esofágica, estomacal o intestinal, inclusive la causada por envenenamiento. La manera más eficaz de aliviar dicha irritación es eliminar el material alimenticio irritante. Desde este punto de vista, el vómito es un inapreciable mecanismo de protección del organismo. Aun cuando el alimento ingerido sea benigno y la irritación se deba a una lesión del aparato digestivo en sí, con la eliminación de ese alimento el aparato obtiene el descanso que necesita. Un claro ejemplo del valor adaptativo de este reflejo lo constituye la rata. Esta resistente criatura es casi invencible, excepto por el hecho de que carece del reflejo de vómito. Dado que no puede librarse de los venenos irritantes ingeridos, la rata es totalmente vulnerable a una gama de venenos que otras especies podrían eliminar con facilidad gracias al vómito.

16.6 Al parecer, el apéndice de los seres humanos carece de función. De manera similar, el ciego, que en los herbívoros es un espacio de almacenamiento y en los caballos y otras pocas especies sirve como cuba de fermentación, en los seres humanos parece tener poca utilidad. ¿Qué peligros puede representar el apéndice?

Dado que el apéndice es un tubo angosto con extremo distal (libre) cerrado, puede acumular detritos e infectarse. La inflamación del apéndice (apendicitis) por lo general va acompañada de mucho dolor, marcada distensión abdominal, hipersensibilidad, elevación del número de glóbulos blancos y fiebre. Por lo común, estos casos son emergencias y requieren la extirpación quirúrgica del apéndice infectado. De hecho, existe el comentario humorístico de que la única función del apéndice humano es servir como *modus vivendi* de los cirujanos jóvenes.

Si el apéndice inflamado revienta, las consecuencias ponen en peligro la vida. El material infectado provoca dentro de la cavidad abdominal una infección generalizada llamada **peritonitis**. El **peritoneo** es una extensa pero delgada membrana que recubre y encierra la cavidad abdominal. La porción que recubre los órganos viscerales se denomina **peritoneo visceral**. Una inflamación no controlada de esta membrana suele conducir a la muerte.

16.7 Describa cuatro características del intestino que aumenten su capacidad de absorción.

1) Gran longitud, 2) superficie sumamente plegada (las lombrices de tierra tienen un solo y grueso pliegue, el **tiflosol**), 3) proyección de vellosidades dactiliformes hacia el la luz intestinal, 4) evaginación de microvellosidades superficiales en las células epiteliales de la mucosa.

16.8 El renacuajo posee un intestino relativamente largo y muy enrollado en tanto que la rana adulta metamorfoseada cuenta con un intestino corto. ¿Por qué existe esta diferencia?

El renacuajo es herbívoro y, en vista de que su alimento contiene gran cantidad de celulosa, necesita más tiempo (y por tanto, más intestino) para digerirlo. La rana adulta es carnívora; puesto que su alimento ya no contiene celulosa no necesita un intestino de gran longitud.

16.9 Si el fraccionamiento de una mezcla de polipéptidos de cadena larga produjo cadenas más cortas, muchas de las cuales tenían tirosina o fenilalanina en su extremo amínico, ¿qué enzima digestiva pudo haberse utilizado?

Aunque la pepsina y la quimotripsina rompen por igual los polipéptidos en donde hay tirosina y fenilalanina, únicamente la pepsina lo hace en el extremo amínico del aminoácido, de modo que deja a la tirosina o a la fenilalanina con un grupo amino libre en el extremo del segmento hidrolizado.

16.10 Enumere algunas de las funciones del hígado.

1. Mantiene la homeostasis del azúcar en la sangre
2. Realiza interconversiones de nutrientes (p. ej. carbohidratos a grasas; aminoácidos a carbohidratos y grasas)
3. Limpia la sangre de detritos mediante la intervención de los macrófagos
4. Secreta bilis
5. Sintetiza proteínas plasmáticas como el fibrinógeno y la albúmina
6. Produce colesterol
7. Forma glóbulos rojos en los embriones de los vertebrados.
8. Desamina los aminoácidos y excreta el amoníaco resultante en forma de urea, ácido úrico, etc.
9. Degrada y excreta toxinas
10. Acumula hierro
11. Almacena vitaminas

16.11 A los individuos que padecen **hepatitis** (inflamación del hígado) se les prescribe una alimentación con abundancia de azúcares simples. ¿Por qué?

Como ya se mencionó, el hígado es el principal sitio de interconversión de los nutrientes más importantes. Esas transformaciones imponen ligeras cargas metabólicas al hígado pero éste las maneja fácilmente cuando se encuentra saludable. No obstante, cuando el hígado enferma lo mejor es evitar esas cargas. Una dieta con alta concentración de azúcares simples permite mantener el azúcar de la sangre en sus niveles normales sin necesidad de forzar al hígado. Es de suma importancia evitar los bajos niveles de azúcar en la sangre, dado que esos niveles estimulan la gluconeogénesis, proceso que exige un gran esfuerzo al hígado debido a que los aminoácidos tienen que ser separados de sus grupos amino y transformados en carbohidratos.

Asimismo, en condiciones de escasez de azúcar se entorpecen la combustión y la reformación de lípidos. Recuérdese (Cap. 5) que los lípidos arden en una llama de carbohidratos. Por consiguiente, es muy fácil que la ausencia de carbohidratos haga que el metabolismo de los lípidos trabaje "a medias" y que dé por resultado productos tóxicos. Por ejemplo, la producción de cuerpos cetónicos amenaza la estabilidad del pH y la del propio hígado. Al proporcionarle al hígado moléculas energéticas más sencillas se aminora el trabajo que éste debe desempeñar.

16.12 ¿Por qué supone el lector que las dosis excesivas de vitaminas A y D representan una amenaza mayor para la salud que las de vitamina C y las vitaminas del complejo B?

Las vitaminas A y D son liposolubles; por esta razón tienden a salir del torrente sanguíneo y a acumularse en el cuerpo, donde es más probable que con el tiempo lleguen a alcanzar niveles peligrosos. La vitamina C y las vitaminas del complejo B son hidrosolubles, por lo que regularmente son excretadas con la orina; por tanto, no es fácil que alcancen niveles peligrosos.

16.13 ¿En qué difieren la obesidad de otros mamíferos y la mayoría de los casos de obesidad humana?

La obesidad en los animales obedece más a causas físicas que a psicológicas. Puede deberse a defectos en la regulación de la ingestión alimenticia o en el control del metabolismo basal. También suele estar asociada con una disminución de la actividad motora voluntaria. En algunos casos existe un defecto metabólico, sea genético o inducido, que predispone al animal a la acumulación de lípidos en su tejido adiposo.

Desde hace tiempo se están investigando modelos de obesidad animal con la esperanza de descubrir algún tratamiento contra la obesidad humana. En general, estas expectativas no se han visto satisfechas. Un tipo de obesidad experimental que se observa en ratas y ratones se basa en la inyección de **tloglucosa de oro**, un complejo metalo-orgánico que introduce oro en el encéfalo haciéndolo pasar a

través de la barrera cefalosanguínea. El oro se aloja especialmente en el centro de saciedad del hipotálamo y destruye así la Inhibición de la alimentación, de modo que los animales comen patológicamente en demasía. Desde luego, estos modelos de obesidad no se observan en los seres humanos pero nos permiten ver los mecanismos hipotalámicos que controlan la alimentación.

La primera forma genética de obesidad se descubrió en 1949 en una cepa de ratones (llamada C57 B1/6Job) en los Laboratorios Jackson de Bar Harbor, Maine. Estos ratones alcanzaban pesos de más de 100 g, lo cual representa un 250% del peso de sus compañeros de camada normales. Los hígados de los ratones obesos estaban repletos de lípidos, exhibían una diversidad de modificaciones en sus enzimas metabólicas y sus glándulas endocrinas principales se comportaban de manera aberrante. Paradójicamente, tenían una hiperglucemia muy marcada pero producían altas concentraciones de insulina circulante. Aunque su obesidad es completamente diferente a la mayor parte de los tipos de obesidad humana, estos ratones hiperglucémicos y obesos ayudaron a demostrar que existe la posibilidad de una influencia genética sobre la obesidad. Se han observado otros tipos de obesidad genética en ratas, perros y ponis Shetland.

La mayoría de los expertos dedicados al tratamiento de este trastorno alimenticio reconocen lo difícil que es aminorar una compulsión firmemente arraigada de ingerir más calorías de las que se gastan. Los factores psicológicos son cruciales en la mayor parte de los casos y por ello es que en los últimos años se ha venido recalando cada vez más la modificación de la conducta a través de grupos como Weight Watchers. Sin embargo, a fin de mantener la salud no debe perderse de vista una dieta balanceada. Quizás la única manera sensible y eficaz de normalizar el peso sea una lenta pero continua modificación de los hábitos alimenticios esenciales, acompañada por un aumento de la actividad física. En situaciones excepcionales la obesidad tiene como causa anomalías en el funcionamiento de la hipófisis y la tiroides, pero casi todos los casos de

obesidad que empiezan en la edad adulta se deben a malos hábitos nutricionales. Científicos expertos en nutrición como Jules Hirsch de la Rockefeller University han hecho hincapié en que los patrones de alimentación establecidos en los primeros años de la vida pueden tener efectos particularmente cruciales sobre el posible desarrollo de obesidad años después. El número y condición de los adipocitos pueden mediar estos efectos. Un descubrimiento recientemente efectuado en ratones con obesidad genética es que sus células adiposas producen cantidades anormalmente bajas de la proteína **adipsina**. Se especula que la adipsina puede actuar como hormona y que influye sobre el encéfalo o sobre el metabolismo de otros tejidos.

- 16.14** En su país, los japoneses cuentan con una frecuencia muy baja de ataques al corazón y de hipertensión arterial. Cuando sus descendientes se establecen en Estados Unidos —y a pesar de que casi nunca se casan con miembros del resto de la población en las primeras generaciones—, muy pronto empiezan a mostrar un incremento de la frecuencia de ataques cardíacos y de hipertensión. Esta tendencia surge en un lapso de tan sólo dos generaciones. ¿Qué conclusiones pueden extraerse de estos hechos?

Dado que casi no hay matrimonios entre los inmigrantes japoneses recién llegados a Estados Unidos y miembros de otras razas o nacionalidades, cabe suponer que existe una razonable similitud entre la constitución genética de sus hijos y la de los japoneses que viven en Japón. La conclusión debe ser que las influencias nutricionales de los norteamericanos, el estrés social, etc. son causa de los cambios negativos ocurridos en el grupo de japoneses inmigrantes. Por otro lado, si es posible adquirir hábitos destructivos al cambiar de ambiente, el sentido común indica que la modificación positiva de los patrones alimenticios, del cuidado de la salud y de otros factores podría mejorar la salud y la longevidad de la población.

Problemas complementarios

- 16.15 El colmillo de una serpiente venenosa es un diente modificado.
a) Verdadero, b) Falso.
- 16.16 Las muelas del juicio son incisivos,
a) Verdadero, b) Falso.
- 16.17 El ser humano tiene aparato digestivo bidireccional.
a) Verdadero, b) Falso.
- 16.18 La principal función del estómago es el almacenamiento de alimento.
a) Verdadero. i) Falso.

- 16.19** La acción primordial de las vellosidades intestinales es desbaratar los grandes fragmentos de materia alimenticia presentes en el **quimo** (el producto semilíquido de la digestión), a) Verdadero, b) Falso.
- 16.20** **La segmentación**, que consiste en una serie de contracciones que recorren de ida y vuelta el aparato digestivo, ayuda a degradar las partículas alimenticias, a) Verdadero, b) Falso.
- 16.21** Los esfínteres del aparato digestivo actúan como válvulas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 16.22** El colesterol es sintetizado en el ciego,
a) Verdadero, b) Falso.
- 16.23** ¿Por qué algunas personas con diabetes avanzada pierden peso?
- 16.24** Relacione las frases de la columna A con las regiones enumeradas en la columna B.

A		B	
1.	La ptilina actúa aquí	a)	Estómago
2.	Absorción de nutrientes	b)	Duodeno
3.	Absorción de líquidos y electrolitos	c)	Íleon
4.	Producción de vitaminas mediante bacterias	d)	Colon
5.	Jugos pancreáticos intervienen aquí	e)	Boca
6.	pH bajo		

Respuestas

- | | | | | | | | |
|-------|----|-------|----|-------|----|-------|----|
| 16.15 | a) | 16.17 | b) | 16.19 | b) | 16.21 | a) |
| 16.16 | b) | 16.18 | a) | 16.20 | a) | 16.22 | b) |
- 16.23** No pueden utilizar ni almacenar el azúcar adecuadamente, de modo que las calorías salen del cuerpo con la orina. Asimismo, estas personas son incapaces de sintetizar y almacenar grasas, pues se necesita Insulina para la actividad normal de las vías lipogénica y de esterificación.
- 16.24** 1—e); 2—c); 3—d); 4— d); 5—b); 6—a)

La circulación y la sangre

En 1628, el naturalista y filósofo inglés William Harvey fue el primero en afirmar que la sangre circula en un sentido definido en lugar de pulsar simplemente hacia atrás y hacia adelante. Esta idea revolucionaria, que condujo al ascenso de la fisiología a la categoría de ciencia experimental rigurosa, no pudo ser comprendida en su totalidad sino hasta que Marcello Malpighi, un anatomista italiano, descubrió mucho tiempo después los vasos capilares. Puesto que la sangre distribuye todo tipo de sustancias por el cuerpo, es evidente que la circulación se relaciona con todos los aspectos funcionales del organismo.

El sistema circulatorio es un sistema de tubos completamente cerrado en todos los vertebrados y en muchos grupos de invertebrados, (p. ej. las lombrices de tierra). Otros organismos cuentan con un sistema circulatorio abierto, en el cual los tubos son contiguos a regiones abiertas denominadas **senos**. Este tipo de sistema exhibe una menor eficiencia de transporte y un tiempo de circulación muy lento.

EJEMPLO 1 Los insectos tienen sistema circulatorio abierto. Por consiguiente, en ello la circulación de materiales transportados por la sangre, inclusive O_2 , es relativamente lenta en comparación con la de los vertebrados. Aun así, los insectos con el grupo de habitantes terrestres más exitoso, su capacidad para enfrentar las exigencias de su habitat

terrestre se encuentra vinculada a su elevada tasa de actividad metabólica. Tal actividad es posible gracias a que el oxígeno necesario para la combustión de sus moléculas energéticas es conducido aparte del sistema circulatorio por una serie de tubos abiertos denominados **traqueólas** o **tráqueas**. Dichas traqueólas se originan en orificios superficiales (espiráculos) y se ramifican por todo el cuerpo del insecto.

17.1 SISTEMAS CARDIOVASCULARES COMPARADOS DE LOS VERTEBRADOS.

El sistema cardiovascular de todos los vertebrados está integrado por una bomba muscular —**corazón**— y un sistema de tubos que transporta sangre desde el corazón y hacia él. Los vasos que conducen la sangre a partir del corazón se denominan **arterias**; por otro lado, los que conducen la sangre hacia el corazón son las **venas**. Las arterias más pequeñas reciben el nombre de **arteriolas**; las venas más diminutas son las **vénulas**. Las importantes estructuras que sirven de conexión entre arteriolas y vénulas son los **lechos capilares**, en los cuales ocurren en realidad los intercambios entre la sangre y los tejidos. En los animales primitivos el corazón es poco más que una porción ensanchada de un vaso sanguíneo.

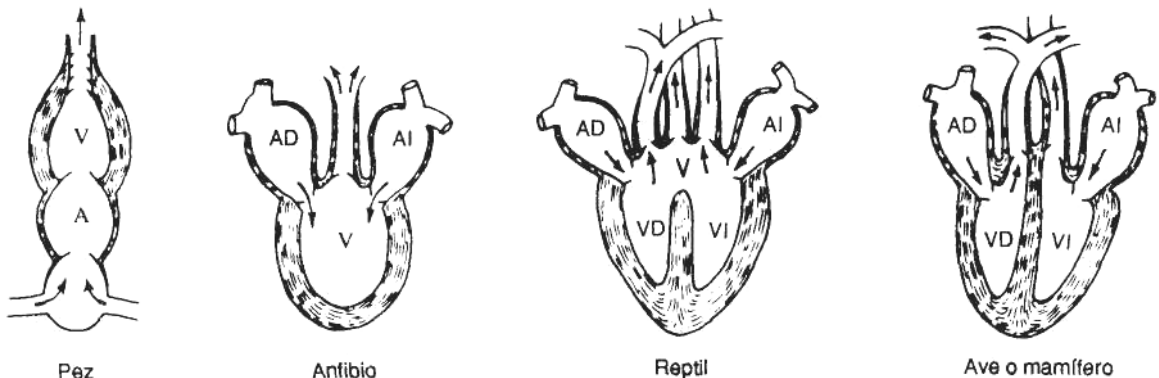


Fig. 17.1 Corazones de los vertebrados.

Puede haber uno o más de estos mecanismos elementales de bombeo, disposición que asegura el movimiento continuo de la sangre. En los peces, que representan el grupo más antiguo de vertebrados, el corazón está formado por un sólo compartimiento receptor de pared delgada, la **aurícula** o **atrio**, el cual vacía su contenido en una cámara de bombeo más poderosa, el ventrículo (Fig. 17.1), cuya pared es más gruesa. Durante cada ciclo circulatorio completo la sangre pasa una sola vez por el corazón. La sangre es bombeada hacia los capilares de las branquias para su oxigenación, pero debido a que los peces no tienen una bomba en el otro lado de éstas, su sangre circula con lentitud y con mucho menos fuerza por el resto del cuerpo (circulación sistémica).

Se observa un avance notable en los anfibios, los cuales viven en el agua durante la primera parte de su vida y, después de la metamorfosis, continúan su vida adulta en tierra. En ellos se observan dos cámaras receptoras, una aurícula izquierda y otra derecha, pero un solo ventrículo. Los anfibios también cuentan con dos circulaciones: un circuito **pulmonar** y otro **sistémico**. Los

pulmones de la mayoría de ellos son huecos y relativamente ineficientes; la piel actúa como un órgano auxiliar de oxigenación y parte de la sangre que circula hacia los pulmones es desviada de hecho a través de la sangre.

EJEMPLO 2 La sangre venosa desoxigenada que proviene de la circulación sistémica entra a la aurícula derecha y en seguida pasa hacia el ventrículo; la sangre venosa altamente oxigenada procedente de la circulación pulmonar entra a la aurícula izquierda y después pasa hacia el ventrículo. A pesar de que ocurre cierta mezcla de sangre de las dos aurículas (y por ello de las dos circulaciones), cuando el ventrículo se contrae la mayor parte de la sangre de la aurícula derecha (sangre sistémica) pasa hacia la arteria pulmonar y sigue su curso hacia los pulmones; de igual modo, la mayor parte de la sangre de la aurícula izquierda (sangre pulmonar) sale por la aorta y recorre todos los tejidos del cuerpo.

Las aves y los mamíferos cuentan con una evidente y clara separación de las dos circulaciones y con un corazón de cuatro cámaras que en realidad podría

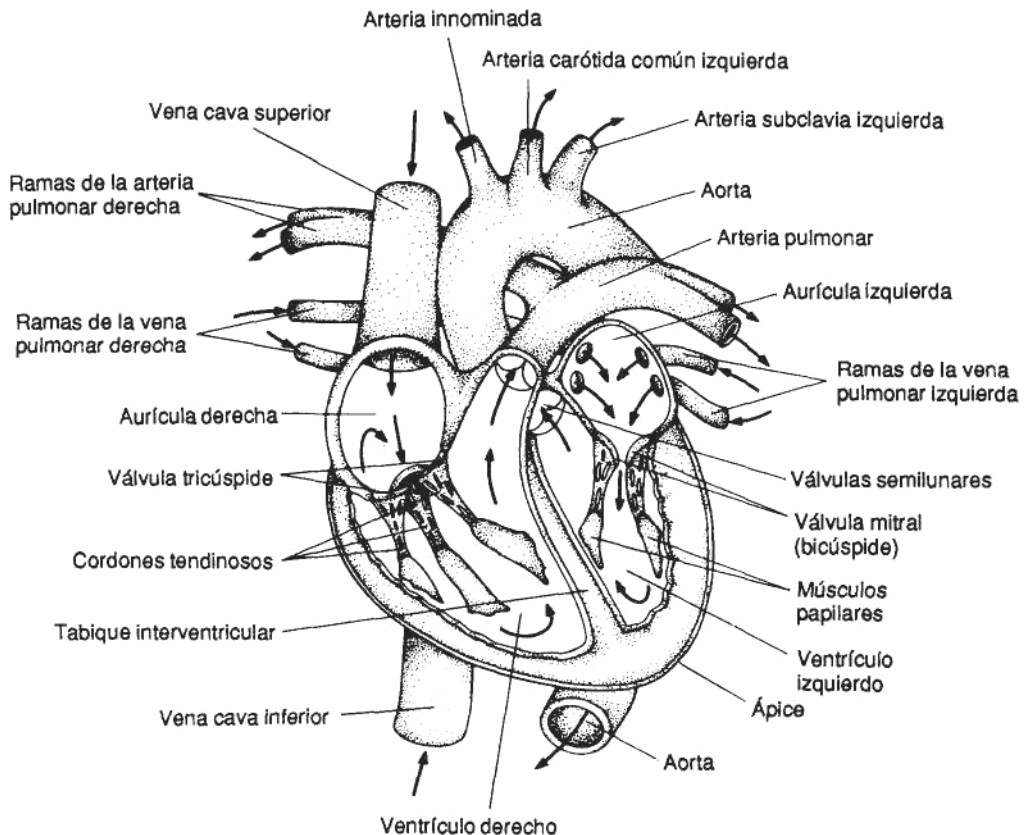


Fig. 17.2

considerarse eximo dos corazones en uno. El lado derecho de este órgano recibe la sangre desoxigenada de la circulación sistémica y la bombea hacia los pulmones a través de la arteria pulmonar. La sangre oxigenada regresa al corazón a través de las dos venas pulmonares y es bombeada para que salga del ventrículo izquierdo hacia la aorta, desde donde finalmente llegará a todas las partes del cuerpo.

17.2 EL CORAZÓN HUMANO

Este órgano es una estructura de cuatro cámaras localizada en el pecho (Fig. 17.2). La porción muscular gruesa contiene los dos ventrículos; las dos aurículas semejan solapas puestas encima de los ventrículos.

Las dos aurículas se llenan al mismo tiempo. Mientras se llenan, éstas permanecen relajadas. A partir de un nodo tisular de la aurícula derecha, llamado **nodo sinoauricular (SA)** o **sinusal**, una ola de contracciones recorre las aurículas y la sangre es bombeada hacia los ventrículos relajados. El estado de relajación del músculo cardiaco se llama **diástole**; el estado de contracción se denomina **sístole**. Para cuando empieza la sístole de los ventrículos, la sístole de las aurículas ya concluyó por completo. Si no fuera por la acción de las **válvulas cardiacas auriculoventriculares**, situadas entre la aurícula y el ventrículo de cada lado, la contracción de los ventrículos haría que la sangre regresara hacia las aurículas. Dichas válvulas son unas solapas de tejido conectivo que, como una puerta entre dos habitaciones, permiten el movimiento en un sentido pero lo bloquean cuando la presión cambia el sentido.

La válvula auriculoventricular del lado derecho está formada por tres solapas de tejido conectivo y recibe el nombre de **válvula tricúspide**. La del lado izquierdo consta de dos solapas de tejido conectivo y se denomina **válvula mitral** o **bicúspide**. Las solapas están unidas a unas cuerdas de material tendinoso llamadas precisamente **cuerdas tendinosas**. Éstas se encuentran embutidas en gruesos **músculos papilares**, cuyas contracciones parciales evitan que las solapas se muevan más allá del punto donde el cierre de la válvula es perfecto. Las solapas se mueven libremente hacia el interior de la cámara ventricular durante la sístole auricular, de modo que la sangre pueda salir de las aurículas y entrar a los ventrículos. Por el contrario, el movimiento en sentido opuesto es impedido por las firmes cuerdas tendinosas, de tal suerte que durante la sístole ventricular la sangre cierra las solapas y eso impide que regrese a la aurícula.

La sangre del ventrículo derecho es impelida hacia los pulmones a través de las arterias pulmonares. La sangre del ventrículo izquierdo sale a través del **tronco aórtico**, el grueso vaso que se encarga de conducir

la sangre hasta las subdivisiones arteriales que la transportarán hacia todas las partes del cuerpo. Las **válvulas semilunares** de la aorta y la arteria pulmonar impiden el flujo retrógrado de la sangre hacia los ventrículos. Estas válvulas son sacos con forma de media luna. Cuando la sangre de las arterias trata de retornar a los ventrículos, estos sacos se hinchan al llenarse de sangre y al hacerlo se juntan en la luz arterial, con lo cual bloquean el reingreso de la sangre.

El músculo cardiaco en sí es abastecido de sangre por las **arterias coronarias** izquierda y derecha. Estos vasos se derivan de la aorta en un punto cercano a su origen en el ventrículo izquierdo. Después se ramifican para suministrar sangre a todo el corazón. Cuando se ocluye una de las ramas de la arteria coronaria, sea por espasmo (contracción) o por embolia (obstrucción por un coágulo), el músculo cardiaco abastecido por dicha ramificación se daña. La región muscular perjudicada se denomina **Infarto**. Si la lesión es extensa, el corazón se detiene y sobreviene la muerte. Este tipo de patología se denomina comúnmente **ataque cardiaco** y es una causa muy frecuente de muerte entre los hombres de mediana edad de los países occidentales, aunque en años recientes también las mujeres han empezado a mostrar un incremento en la frecuencia de ataques cardiacos.

El volumen sanguíneo neto bombeado por el corazón se llama **gasto cardiaco** y es igual al **gasto sistólico** multiplicado por la **frecuencia cardiaca**. El gasto sistólico es el volumen de sangre impulsada por el corazón con cada contracción de los ventrículos. En condiciones de reposo, el gasto cardiaco de los seres humanos es de aproximadamente 5 L/min. Entre los factores que afectan el gasto cardiaco está la cantidad de sangre que regresa al corazón. Dicha cantidad varía constantemente pues depende de los cambios que se suscitan en los ambientes interno y externo del cuerpo. El corazón tiene la capacidad de captar y bombear (dentro de ciertos límites físicos) cualquier cantidad de sangre que le llegue desde el cuerpo. Esta es una forma de enunciar la **ley de Starling**. El corazón se adapta continuamente al volumen de sangre que recibe, por lo que ésta no se estanca ni tarda en ser bombeada. La naturaleza del músculo cardiaco es tal que cuanto mayor sea el estiramiento, mayor será la fuerza de contracción. Gracias a esto, cuando el flujo de sangre que llega al corazón se incrementa y dilata los ventrículos, la capacidad de expulsarlo también aumenta.

Tanto el corazón en su totalidad como cada fibra del músculo cardiaco poseen la capacidad intrínseca de latir por sí mismos. Esta característica se denomina **automatibilidad**. El músculo cardiaco también tiene la peculiaridad única de ser capaz de conducir un impulso eléctrico considerable. Las señales internas procedentes del corazón se difunden rápidamente de una fibra muscular a

otra. En los mamíferos, el latido comienza en el nodo sinoauricular de la aurícula derecha. Es probable que este nodo de músculo cardíaco sólo sea una región extremadamente sensible, en la cual los estímulos internos conducen primero a una descarga eléctrica. Debido a que la frecuencia de los latidos cardíacos está controlada por los cambios eléctricos relacionados con el nodo sinoauricular, éste también recibe el nombre de **marcapaso**.

El impulso se difunde en forma de oleada por todas partes de las aurículas, con lo que estas dos cámaras entran en sístole. Después, la transmisión se vuelve más lenta conforme el impulso viaja hacia el **nodo auriculoventricular (AV)**, otro nodo especializado. La diseminación de los impulsos a lo largo de las fibras del nodo auriculoventricular impone una demora de más de 0.1 s, lo cual asegura que la sístole auricular termine antes de que inicie la contracción ventricular. Posteriormente, el impulso en el nodo auriculoventricular se ramifica a través de un haz de fibras denominado **fascículo auriculoventricular** o **fascículo de His**. Estas fibras llamadas **fibras de Purkinje** salen del fascículo auriculoventricular llevando con rapidez el impulso hacia todas partes de los ventrículos.

En condiciones normales, el corazón entero late de manera coordinada y la sangre se mueve ordenadamente a través de él. No obstante, si el corazón se daña por falta de oxígeno o por causas mecánicas, las fibras individuales comienzan a latir en forma caótica y desordenada. Este fenómeno se llama **fibrilación**. Si esto no se corrige con rapidez mediante la aplicación de una descarga eléctrica externa, sobreviene la muerte.

EJEMPLO 3 El **electrocardiograma (ECG)** es una gráfica que registra los cambios eléctricos del corazón trazando-

los sobre una hoja de papel milimétrico adherido a un tambor en movimiento o señalándolos en un osciloscopio. El instrumento con el que se obtiene dicho registro es el **electrocardiógrafo**. Los cambios en el potencial eléctrico del corazón son gradeados como ondas respecto al tiempo. La amplitud y duración de esas ondas pueden indicar posibles patologías. Dado que es posible obtener el registro de esos cambios eléctricos sin interferir, pues basta con adherir algunos electrodos en diversas partes del cuerpo, el electrocardiograma es un procedimiento que se ejecuta con suma facilidad

Cada latido del corazón se caracteriza por cinco regiones de ondas perfectamente distinguibles en el ECG (Rg. 17.3). Estas regiones son designadas como P, Q, R, S y T. La onda P, cresta moderadamente alta del ciclo electrocardiográfico, se relaciona con una despolarización (pérdida de potencial de reposo) de las aurículas justo antes de la contracción de éstas. Los pronunciados cambios de la región QRS se relacionan con la despolarización de los ventrículos justo antes de que estos se contraigan. La repolarización de los ventrículos aparece marcada por una pequeña onda en la región T.

A pesar de que es automático, el latido puede experimentar alteraciones debido a la influencia del sistema nervioso autónomo. Una rama del sistema nervioso simpático, el **nervio cardioacelerador**, libera noradrenalina en la región de la aurícula derecha donde se inicia el latido y de ese modo acelera el ritmo cardíaco. Por otro lado, al liberar acetilcolina en su extremo cercano al marcapaso, una rama del nervio vago tiene el efecto de disminuir el ritmo. Una estimulación vagal intensa puede detener de hecho el corazón durante cortos periodos. Asimismo, un terror avasallador puede detener permanentemente el corazón como resultado de una respuesta hipervalgal.

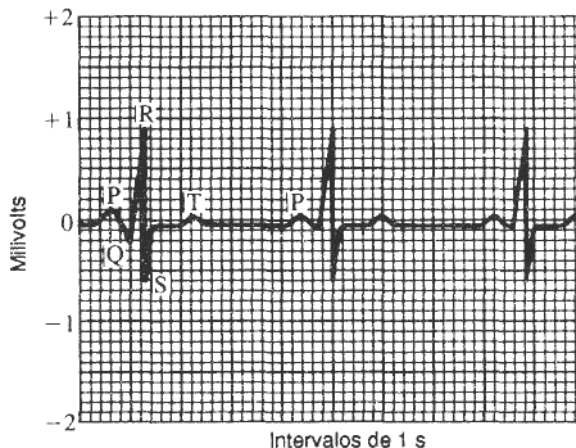


Fig. 17.3 El electrocardiograma (ECG)

17.3 ARTERIAS, VENAS Y CAPILARES

Las arterias son vasos de paredes gruesas que conducen la sangre del corazón al cuerpo. Todas las arterias excepto la pulmonar transportan sangre oxigenada. La capa más interna de una arteria es la **túnica íntima** o **endotelio**. Este recubrimiento es una membrana elástica a la cual se encuentra adherida una capa individual de células epiteliales planas (Cap. 4). El endotelio es sumamente liso y ofrece resistencia mínima al flujo sanguíneo. Esta peculiaridad también es esencial para evitar la formación de coágulos.

La capa media de las arterias, llamada **túnica media**, es la más gruesa. Ésta contiene fibras musculares **lisas** (involuntarias), muchas de las cuales son circulares. También se destacan las fibras elásticas amarillas. Las contracciones funcionales de las arterias son ejecutadas por esta capa.

Una tercera capa, resistente y esencialmente inelástica, constituye la región más externa de la arteria y se denomina **túnica externa**. Consta principalmente de tejido conectivo fibroso blanco.

Las venas son semejantes a las arterias porque también cuentan con una estructura tripartita; sin embargo, sus paredes son mucho más delgadas y se colapsan en cuanto deja de circular sangre por ellas. A pesar de que carecen de la elasticidad de las arterias, se dilatan fácilmente con el paso de la sangre que circula a través de ellas.

Las venas no cuentan con la presión de bombeo del corazón para que la sangre fluya por ellas; por eso dependen de una serie de válvulas unidireccionales que trabajan en combinación con la presión opresiva derivada de la actividad ordinaria de los músculos esqueléticos cercanos. La presión de los músculos circundantes hace que la sangre circule y las válvulas garantizan que ésta se mueva en un solo sentido, esto es, hacia el corazón.

EJEMPLO 4 El movimiento de la sangre en contra de la fuerza de gravedad es un problema particularmente agudo en las largas venas de las piernas. Estas venas son "ordeñadas" de manera intermitente cuando se contraen los músculos de las piernas. Si uno tiene que permanecer de pie por largos periodos se puede encontrar alivio ejercitando las piernas con frecuencia, ya que esto oprime las venas y obliga la sangre a regresar hacia el corazón.

También se desarrollan presiones negativas en las gruesas venas que desembocan en la aurícula derecha. Es probable que tales "succiones" intervengan en el movimiento de la sangre hacia esa cámara.

Los importantísimos intercambios entre las células y el sistema circulatorio tienen lugar en los **lechos capilares**, redes de pequeños conductos que se encuentran entre la arteriola **aférente** (de entrada) y la vénula

eférente (de salida). La mayoría de los capilares constan de una sola capa de células semejante a la cubierta endotelial de las arterias o de las venas. El área seccional de todos los capilares de un lecho es mucho mayor que la de la arteriola aférente o de la vénula eférente. De ahí que la sangre se mueva lenta y trabajosamente a través de los capilares. Sin embargo, cada capilar individual es muy estrecho, a menudo con un diámetro de menos de 0.01 mm.

EJEMPLO 5 La velocidad de flujo en un punto cualquiera de un río depende del área seccional de dicho punto. Donde el lecho del río se ensancha, la velocidad de la corriente disminuye. Por el contrario, donde éste se angosta, la velocidad de la corriente aumenta. A esto se debe que los pasos estrechos de ríos o arroyos se caractericen por sus corrientes rápidas y peligrosas. Por consiguiente, la velocidad de flujo es inversamente proporcional al área seccional de la columna de líquido. La misma relación se cumple en cuanto a la columna de sangre que circula a través de los vasos.

Aunque el área seccional potencial de los capilares es enorme, en un momento dado la mayoría de ellos están cerrados al flujo. Únicamente el 5% del volumen sanguíneo total se encuentra en los lechos capilares. Menos del 20% se localiza en las arterias, en tanto que más del 70% está en las grandes venas.

17.4 CONTROL DE LA PRESIÓN ARTERIAL

La **presión arterial** se refiere al empuje que ejerce la sangre sobre las paredes de las arterias. Ésta se expresa como fuerza por unidad de área del vaso. Dado que esta presión se mide con un instrumento en el cual se usa una columna de mercurio, los valores se expresan normalmente en términos de la altura de una columna de mercurio que puede ser sostenida por la presión de la sangre.

La presión sanguínea (medida generalmente como presión arterial) es resultado de dos fenómenos fundamentales. El primero es la fuerza del latido impuesta a la sangre que sale del ventrículo; la segunda, es la resistencia periférica (presión de regreso) que se opone a esa fuerza, resistencia impuesta por las arterias y sobre todo por las arteriolas. Es obvio que si no hubiera una bomba no habría empuje y, por tanto, la presión sanguínea sería igual a cero. Quizás resulte menos evidente que si no existiera resistencia periférica tampoco habría presión. Dicha resistencia se debe principalmente a la constricción de las arteriolas en la región más externa del sistema circulatorio.

EJEMPLO 6 Cuando el agua circula a través de una manguera de jardín, la presión en el interior de esta última

depende de la presión hidráulica en el grifo y de la resistencia que ofrece dicha manguera al paso de agua a todo lo largo y en su extremo. Si la boquilla de la manguera está constreñida la presión hidrostática se eleva. Del mismo modo, si la manguera se dobla la resistencia al flujo aumenta marcadamente y, por tanto, también se incrementa la presión.

El flujo y la presión sanguíneas no son uniformes, ya que el ventrículo izquierdo del corazón, encargado del bombeo sistémico, se contrae (sístole) y se relaja (diástole) alternativamente. La presión arterial alcanza su nivel más alto durante la sístole ventricular y su nivel más bajo durante la diástole. Este fenómeno se expresa clínicamente como dos presiones, por ejemplo, 120/80. La presión sistólica normal de un adulto joven es de **120**, en tanto que el valor de 80 corresponde a su presión diastólica.

Si las arterias fueran rígidas, la presión sanguínea descendería a cero durante la diástole ventricular y se elevaría rápidamente a niveles muy altos durante la sístole. Muy probablemente, esos cambios alternantes tan bruscos de la presión sanguínea afectarían la integridad de las paredes arteriales y además provocarían sobreesfuerzos mecánicos en todo el sistema circulatorio. Afortunadamente, la elasticidad de las arterias permite que éstas se dilaten durante la sístole, lo cual hace que se modere la elevación de la presión. Y lo que es aun más importante, las arterias que se dilataron durante la sístole ventricular regresan a su estado normal durante la diástole ventricular. Esto mantiene la presión y el flujo ininterrumpido dentro de los vasos. Se necesita un grado mínimo de resistencia continua en las arteriolas para mantener la presión dentro de los límites debidos al estiramiento y la contracción arteriales.

Durante el paso de la sangre del ventrículo hacia la aorta y luego a través de todo el sistema arterial, una ola de dilatación (expansión) recorre linealmente los vasos sanguíneos y va seguida de inmediato por una ola de contracción. Estas contracciones y dilataciones alternantes constituyen el **pulso** y pueden palparse colocando un dedo encima de una arteria cercana a la piel. De hecho, el pulso es una medida de! ritmo cardiaco.

La contracción de las arteriolas es un factor significativo en la regulación de la presión sanguínea. Recuérdese que al aumentar el gasto cardiaco, sea por aumento del gasto sistólico o de la frecuencia cardiaca, también se eleva la presión. Con pocas excepciones, el aumento de la estimulación simpática constriñe las arteriolas en la entrada de la mayoría de los lechos capilares y reduce el flujo de sangre a través de ellos. Esto da por resultado un aumento de la resistencia al flujo, lo que provoca a su vez una elevación de la presión sanguínea. La aplicación directa de las sustancias neurohumorales noradrenalina (norepinefrina) o adrenalina (epinefrina) produce resultados semejantes. En la **hipertensión esencial**,

consistente en una alta presión sanguínea generalizada cuya causa no son ni enfermedades renales ni otras patologías específicas, se manifiesta una continua contracción de las arteriolas debida probablemente a un desequilibrio neurohumoral causado por factores físicos o por estreses psíquicos. Muy a menudo, el tratamiento con drogas antihipertensoras o con diuréticos (agentes que promueven la eliminación de agua) tiene resultados positivos al disminuir la presión y aminorar el riesgo de sufrir la ruptura de un vaso sanguíneo en el encéfalo (**apoplejía**; también llamada **accidente vascular cerebral**) o un ataque cardiaco.

Se habla de hipertensión cuando se registra una presión sistólica de más de 150 o una presión diastólica de más de 95 mm de mercurio (Hg). En general, se considera que una presión diastólica elevada, sobre todo cuando es de más de 100, representa una grave amenaza para la salud. Esto se debe a la prolongada duración de la diástole en el ciclo cardiaco. La **presión arterial diferencial** se define como la diferencia entre las presiones sistólica y diastólica. Una presión arterial diferencial elevada puede ser un factor que aumente el riesgo de apoplejía, especialmente en situaciones en las que las arterias están esclerosadas.

La constricción o dilatación de ciertas arteriolas también sirve para desviar la sangre hacia un área en particular o para extraerla de ella. La acción de la estimulación parasimpática sobre las arteriolas del pene sirve para dilatarlas, de modo que ese órgano se congestiona con sangre y se pone erecto. La producción local de CO₂ durante la contracción muscular induce activamente una vasodilatación en esa región, lo cual garantiza que reciba un suministro adecuado de materiales.

Los diversos componentes vasculares que en las diferentes partes del cuerpo intervienen en el sostenimiento de la presión sanguínea son coordinados por un **centro vasomotor** ubicado en el bulbo raquídeo. Se recordará que fue Claude Bernard quien descubrió los **nervios vasomotores**, los cuales inervan los músculos de las pequeñas arterias y arteriolas para producir vasoconstricción o vasodilatación. Asimismo, dentro del bulbo raquídeo se localizan los **centros cardioacelerador** y **cardioinhibidor**, los cuales afectan la presión al influir sobre el corazón.

17.5 CONSTITUYENTES DE LA SANGRE Y LA LINF A

La sangre es un tejido formado por plasma líquido (55 %), cuyo principal componente es agua, y células flotantes (45 %). En el plasma abundan proteínas disueltas, lípidos y carbohidratos. La **linfa** es muy parecida al plasma, pero menos concentrada. La sangre, la linfa y otros líquidos que bañan a los tejidos constituyen una quinta parte del peso total del cuerpo; tan sólo la sangre

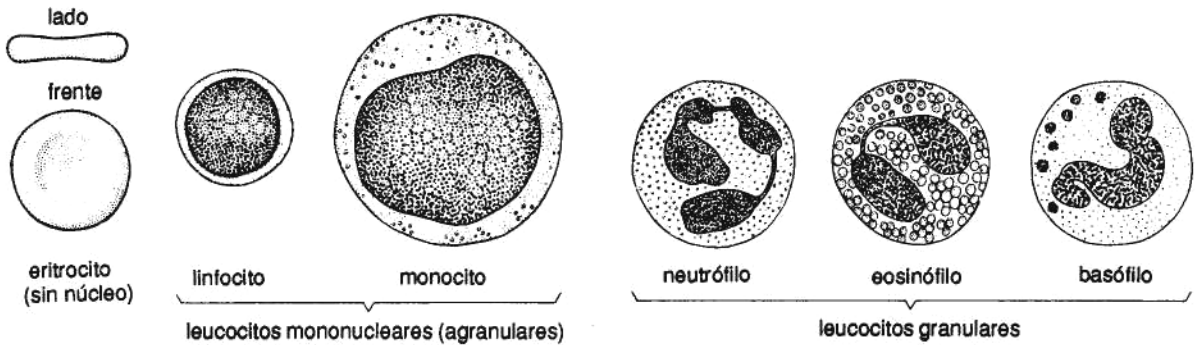


Fig. 17.4 Células de la sangre

representa la doceava parte de éste y su volumen normal es de casi cinco litros.

Los constituyentes celulares de la sangre, llamados comúnmente elementos **formados**, son de tres tipos (Fig. 17.4):

1. Glóbulos **rojos** o eritrocitos
2. Glóbulos blancos o leucocitos
3. **Plaquetas (trombocitos)**

La **viscosidad** (resistencia al flujo) de la sangre es, verdaderamente notable: 4.5 veces mayor que la del agua destilada. Esa viscosidad tan elevada, que se debe en gran parte a las proteínas, los glóbulos rojos y una variedad de macromoléculas, hace que la sangre transite lentamente a través de los lechos capilares.

La **viscosidad** (resistencia al flujo) de la sangre es verdaderamente notable: 4.5 veces mayor que la del agua destilada. Esa viscosidad tan elevada, que se debe en gran parte a las proteínas, los glóbulos rojos y una variedad de macromoléculas, hace que la sangre transite lentamente a través de los lechos capilares.

En los individuos sanos el pH de la sangre se mantiene dentro de los estrechos límites de 7.3 a 7.5. Los valores de menos de 7.3 producen **acidosis**, una condición que amenaza gravemente la vida. La inanición y la diabetes avanzada provocan a menudo este trastorno. Si el pH es superior a 7.5 sobreviene **alcalosis**. La pérdida excesiva de ácido estomacal debida a graves accesos de vómito puede producir esta condición, que también constituye una grave amenaza para la vida. El mantenimiento de un pH constante depende de la acción de sistemas amortiguadores presentes en el plasma y en los glóbulos rojos: el sistema ácido carbónico/ion bicarbonato, el sistema $\text{H}_2\text{PO}_4/\text{HPO}_4^{2-}$ y diversas proteínas que actúan como zwitteriones (Cap. 3).

Los glóbulos rojos transportan oxígeno. En los mamíferos son células relativamente pequeñas que al madurar pierden su núcleo y otros organelos; por ejemplo,

mitocondrias. Las mujeres tienen en promedio poco menos de 5 millones de glóbulos rojos por mm^3 de sangre, mientras que los varones cuentan con cerca de 5.5 millones por mm^3 . Los glóbulos rojos están formados principalmente por la proteína conjugada **hemoglobina**, molécula compleja que contiene una proteína globular y una **porfirina** denominada **heme** (Fig. 17.5).

EJEMPLO 7 La hemoglobina es la principal proteína de transporte de oxígeno de los glóbulos rojos. Dicha sustancia es una proteína conjugada cuyo grupo prostético (heme) es muy semejante en muchos grupos, pero cuya apoenzima globular (Cap. 3) ha variado considerablemente en el transcurso de la evolución. Recuérdese que esa proteína consta de dos cadenas alfa y dos cadenas beta. A cada una de tales cadenas se encuentra adherida una molécula heme, la que a su vez tiene la capacidad de unirse a una molécula de oxígeno. Entre los mamíferos existe una gran variedad de tipos de hemoglobina. En ciertos casos las cadenas específicas son diferentes en el feto y el adulto. Se han identificado más mutaciones en las cadenas beta que en las alfa.

Una hormona renal, la **eritropoyetina**, se encarga de regular la producción de glóbulos rojos. En los adultos, la **médula ósea** (tejido esponjoso interno) de los huesos largos es la principal fuente de nuevos eritrocitos; en el feto los produce el hígado.

Los glóbulos blancos se dedican principalmente a defender el cuerpo contra los organismos invasores relacionados con las enfermedades. En uno de los sistemas de nomenclatura, estos glóbulos son subdivididos en dos grandes subgrupos (Fig. 17.4): **granulocitos**, que contienen citoplasma granular y **agranulocitos**, que presentan un citoplasma evidentemente liso. A su vez, los granulocitos se dividen en:

- **Neutrófilos**, cuyo citoplasma se tiñe con los colorantes neutros y que generalmente presentan núcleo lobulado

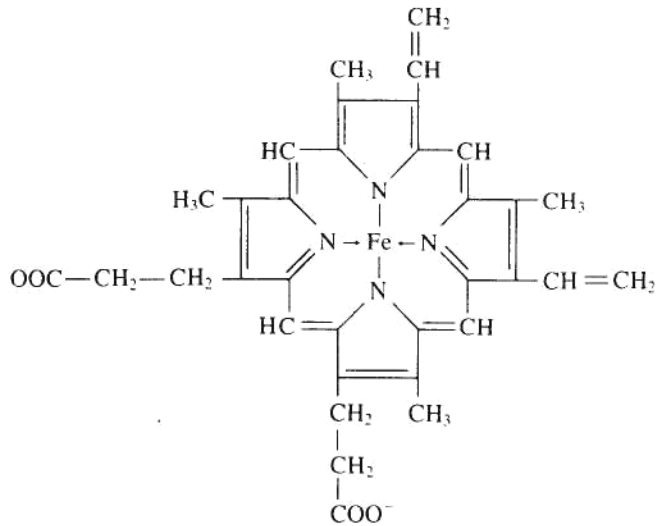


Fig. 17.5 Grupo heme

- **Eosinófilos**, leucocitos que se tiñen con colorantes ácidos y que suelen participar en las respuestas alérgicas
- **Basófilos**, leucocitos con corpúsculos citoplásmicos irregulares que se tiñen de azul con los colorantes alcalinos.

Los agranulocitos se dividen en **monocitos y linfocitos**. Los monocitos son mucho más grandes que los linfocitos, pero representan menos del 10% del total de leucocitos. Casi el 75% de los leucocitos circulantes son neutrófilos. Alrededor del 20% son linfocitos. Los leucocitos son mucho menos abundantes que los eritrocitos, pues generalmente fluctúan entre 5000 y 10 000 por mm^3 de sangre. En presencia de enfermedades infecciosas y de inflamación su número se eleva muchísimo, lo cual es un indicio clínico para el diagnóstico de dichas enfermedades.

Las **plaquetas** son fragmentos redondos de células más voluminosas producidas por la médula ósea roja. También se denominan **trombocitos**. Funcionan principalmente como factores de inicio del proceso de coagulación, mas se sabe que también intervienen en las reacciones inmunológicas. Por otra parte, exhiben un comportamiento fagocítico limitado.

La **coagulación** de la sangre se debe a la formación de una resistente malla de fibrillas a partir de factores solubles presentes en el plasma. Es probable que la coagulación sea el más importante de los diversos mecanismos que detienen las **hemorragias**. La constricción de los vasos y la liberación de agentes neurohumorales

son otros de los mecanismos que ayudan a restañar (disminuir) el sangrado.

La formación de un coágulo es un complejo fenómeno en el que intervienen por lo menos treinta sustancias. Aunque no se conocen con plena certeza todos sus pasos, no es difícil de comprender el proceso básico.

En sí, el coágulo es una red de fibrina y glóbulos. La fibrina se forma gracias a la polimerización de monómeros de fibrinógeno. A su vez, la transformación del fibrinógeno es causada por una pequeña proteína llamada **trombina**. En condiciones normales, esta proteína está ausente del torrente sanguíneo y sólo aparece durante la formación de coágulos. La trombina se deriva de su precursor: la **protrombina**. La conversión de protrombina a trombina es una de las fases más complejas y delicadas del proceso de coagulación. Para ello se requiere, además de una variedad de iones y cofactores, la presencia de tromboplastina, la cual proviene de las plaquetas y del tejido dañado. El proceso de coagulación se inicia en el momento en que las paredes de los vasos sanguíneos sufren un traumatismo (lesión), ya que éste provoca la liberación de una tromboplastina activa.

Ciertos factores de coagulación específicos se relacionan con algunas clases de hemofilia, enfermedad en la que la coagulación tarda en producirse. La ausencia del factor IX es la causa de la hemofilia B. Este factor también recibe el nombre de **PTC** o **factor de Navidad**. La hemofilia tipo A, que es más común, se vincula con la ausencia de **globulina antihemofílica (GAH)**.

Como parte del sistema homeostático relacionado con la coagulación, la sangre contiene una enzima

disolvente de coágulos llamada **plasmina** o **fibrinolisisina**. Ésta circula en forma del precursor **plasminogeno**. La sangre menstrual de hecho es sangre que coaguló pero que después fue descoagulada por la plasmina activada. Esto explica por qué el flujo menstrual continúa por varios días sin formación de coágulos.

La **linfa** es un líquido amarillento con un potencial osmótico considerablemente menor al del plasma, pero en otros aspectos es muy similar a éste. La linfa circula por los vasos capilares linfáticos dentro de los tejidos corporales y, desde ahí, pasa a los vasos linfáticos, los cuales semejan un sistema venoso. La linfa entra a la circulación sanguínea general a través del gran conducto torácico que desemboca en la vena subclavia. El fluido linfático se mueve en gran parte mediante contracciones de los músculos, los cuales ejercen un efecto de masaje. Por otra parte, en los vasos linfáticos existen unas válvulas que estimulan la circulación en un solo sentido. En el sistema linfático existen unos nudos de tejido glandular denominados **nódulos linfáticos**. Su función se relaciona con el sistema de defensa del cuerpo.

17.6 OSMORREGULACIÓN

El mantenimiento de una presión osmótica relativamente alta es un prerrequisito para la estabilidad fisiológica. En el **choque**, estado que constituye una grave amenaza contra la vida porque se desploma la presión sanguínea,

el plasma sale de los vasos sanguíneos y por tanto, a causa de la reducción volumétrica de sangre y del aumento de su concentración, ésta llega con suma lentitud a los tejidos. Un factor causal puede ser la pérdida de proteína plasmática.

La sangre que pasa de las arteriolas a los lechos capilares se encuentra sometida a una presión hidrostática de más de 100 mm de Hg. Esto fuerza la salida del líquido y las sustancias disueltas desde el lecho capilar hacia el tejido circundante. Sin embargo, en el momento en que la sangre llega al extremo del lecho e ingresa en la vénula, la presión dentro del vaso ha disminuido considerablemente, de tal suerte que la presión **osmótica** de la sangre ahora es mayor que la presión **hidrostática** en el interior del vaso. Esto da por resultado que el líquido y sus diversos constituyentes moleculares regresen al vaso y no ocurra ningún cambio neto apreciable en el volumen o la concentración de la sangre. Este balance puede ser alterado por cualquier condición que afecte la presión sanguínea o la presión osmótica de la sangre. La escasez de proteínas en la sangre, en particular de albúmina, inhibe la reabsorción del líquido en el lado venoso del lecho capilar. Esta incapacidad de reabsorber el líquido genera una hinchazón generalizada a la cual se da el nombre de **edema**. El edema es un síntoma común de la insuficiencia cardíaca y de la insuficiencia renal. Cabe recalcar que el líquido acumulado en los tejidos puede regresar al torrente sanguíneo a través de los vasos del sistema linfático.

Problemas resueltos

17.1 Aunque todos los vertebrados tienen sistemas circulatorios cerrados, la circulación sanguínea de los vertebrados primitivos no es tan eficiente como la del ser humano. Explique.

Los vertebrados más primitivos son los peces y por ello cuentan con un sistema circulatorio correspondientemente primitivo. Los peces, al igual que los vertebrados superiores, cuentan con un mecanismo de bombeo para transportar la sangre desoxigenada hacia un órgano de oxigenación (branquias en el caso de los peces), pero difieren de los vertebrados superiores en que no tienen un mecanismo para bombear la sangre recién oxigenada hacia el resto del cuerpo; es decir, no hay un corazón distal respecto a las branquias. En los anfibios, a pesar de que la sangre bombeada hacia los pulmones regresa al corazón para ser bombeada hacia el resto del cuerpo, sólo hay un ventrículo, por lo que la sangre oxigena-

da y desoxigenada se mezclan en cierto grado. Este problema está resuelto en los seres humanos y otros mamíferos con la presencia de ventrículos separados para los dos tipos de sangre.

17.2 Si el corazón de una persona adulta en reposo late en promedio 72 veces por minuto, ¿cuál es el gasto sistólico promedio?

En el texto se especificó que el gasto cardíaco es aproximadamente de 5 L/min. Entonces

$$\text{Gasto cardíaco} = \text{gasto sistólico} \times \text{frecuencia cardíaca}$$

$$\begin{aligned} \text{Gasto sistólico} &= 5 \text{ L/min} + 72 \text{ latidos/min} \\ &= 5\,000 \text{ mL/min} + 72 \text{ latidos/min} = \\ &= 69 \text{ mL por latido} \end{aligned}$$

- 17.3** El corazón fetal humano contiene dos estructuras que por lo regular no se observan en el corazón adulto. Una de ellas, el **conducto de Botal**, es un tubo corto que conecta la arteria pulmonar con la aorta. La segunda estructura es el **agujero oval**, orificio situado entre las aurículas derecha e izquierda. Ya que ambas estructuras desaparecen cerca del momento del nacimiento, ¿cuál supone el lector que sea su función?

El oxígeno del feto es suministrado por la madre; evidentemente, los pulmones no son funcionales todavía. El conducto de Botal y el agujero oval sirven para desviar la sangre hacia la circulación sistémica y evitar su paso por la circulación pulmonar, ya que el feto, dado que no tiene pulmones funcionales, no lo necesita.

- 17.4** En el problema anterior, el agujero oval fue descrito como un mecanismo que desvía la sangre de la aurícula derecha hacia la izquierda para evitar su ingreso en la circulación pulmonar. ¿Por qué cree el lector que la sangre no fluye de la aurícula izquierda hacia la derecha?

Son dos los factores que impiden el flujo auricular de izquierda a derecha. El primero es un delgado trozo de tejido situado encima del agujero y que funciona como una débil válvula que no permite el flujo hacia la aurícula derecha. El segundo factor es que la presión de la aurícula derecha es mayor que la de la izquierda, por lo que la sangre es impulsada hacia la aurícula izquierda. Esta diferencia en la presión se debe a que el ventrículo izquierdo bombea la sangre hacia un sistema en funcionamiento, en tanto que el ventrículo derecho la bombea contra la presión negativa de los pulmones y los alvéolos (saquillos diminutos que se llenan con aire en los pulmones funcionales) desinflados; de esta manera se crea una gran presión retrógrada que es transferida al ventrículo derecho y, a su vez, a la aurícula derecha.

- 17.5** Cualquier impulso que se inicie en el nodo sinoauricular (marcapaso) es conducido por las fibras musculares de la pared auricular, de modo que cunde radialmente por las aurículas como una oleada de contracción. Después de una demora en el nodo auriculoventricular, el impulso llega al fascículo de His, de donde se difunde rápidamente por los ventrículos a través de las fibras de Purkinje. La velocidad de difusión del impulso en estas fibras equivale más o menos a seis veces su velocidad en el músculo cardiaco ordinario. ¿Cómo explicaría el lector estas tres diferencias de difusión del impulso (en las aurículas, en el nodo auriculoventricular y en los ventrículos) en términos del funcionamiento cardiaco?

Gracias a la difusión relativamente lenta del impulso procedente del nudo sinoauricular a lo largo de las fibras musculares de la pared auricular, ninguna de las aurículas se contrae de golpe, sino que lo hace como una onda que corre hacia el tabique y las válvulas auriculoventriculares. Consecuentemente, la contracción de ambas aurículas no es tan poderosa como pudiera serlo si se contrajeran súbitamente; sin embargo, no es necesaria una fuerza contráctil máxima, ya que las aurículas sólo tienen que empujar la sangre hacia el ventrículo y por lo general les ayuda la fuerza de gravedad. La demora en el nodo auriculoventricular es necesaria para asegurar que las aurículas tengan tiempo de contraerse por completo y de expulsar toda su sangre antes de que se contraigan los ventrículos. Gracias a la velocidad de conducción de las fibras de Purkinje, el impulso contráctil llega a todas las partes de cada ventrículo casi al mismo tiempo; por ello, en la práctica puede decirse que el ventrículo se contrae como unidad. Esto genera un empuje mucho mayor que el resultante de la contracción tipo ola de las aurículas. Esta gran fuerza es muy necesaria, ya que los ventrículos bombean la sangre hacia los pulmones y hacia todo el cuerpo.

- 17.6** Las válvulas cardiacas lesionadas suelen provocar sonidos anormales en el corazón llamados **soplos**. Hay dos tipos de lesiones muy comunes: 1) algunas de las cúspides se fusionan parcialmente entre sí. Esto restringe su capacidad de abrirse y hace que la sangre sea expulsada a través de sus estrechos orificios como chorros a alta presión; este proceso de estrechamiento se denomina **estenosis**. 2) Se forman cicatrices en los bordes de las cúspides. Esto limita su capacidad de cerrar herméticamente y permite que la sangre escurra de regreso a través de ellas; estas fugas se llaman **regurgitación**. Puesto que las mayores presiones se generan en el ventrículo izquierdo, las válvulas aórtica y mitral son las más propensas a sufrir daños y, por tanto, a producir soplos. ¿Qué tipo de soplo (debido a estenosis o a regurgitación) esperarías escuchar el lector en cada una de esas válvulas durante la diástole Ventricular? ¿Y durante la sístole?

Durante la diástole ventricular, los ventrículos se llenan de sangre y se produce una presión negativa. La válvula mitral se abre para permitir que la sangre fluya desde la aurícula hacia el ventrículo, en tanto que la válvula aórtica impide el flujo retrógrado desde la aorta. Por tanto, la estenosis mitral (que restringe el flujo proveniente de la aurícula) o la regurgitación aórtica (el retroceso de sangre) provocarían soplos. Durante la sístole, la válvula mitral evita la circulación de sangre hacia la aurícula y la válvula aórtica se abre para permitir el flujo. Por esta razón, durante la sístole la regurgitación mitral o la estenosis aórtica pueden causar soplos.

- 17.7 Si el lector oprime con el dedo una de sus venas prominentes —por ejemplo alguna del dorso de la mano— y manteniendo la presión desliza distalmente el dedo hacia un nuevo punto cercano a los nudillos, ¿volverá a llenarse de sangre el segmento de vena exprimido? ¿Y qué pasará si desliza el dedo proximalmente hacia el brazo?

En el primer caso, la sangre tendría que retroceder en la vena para rellenar el segmento que se acaba de vaciar; sin embargo, puesto que las válvulas de la vena impiden el regreso de la sangre, ésta permanecerá vacía o se llenará muy lentamente. En el segundo caso, el segmento de la vena exprimido se rellenará casi de inmediato con la sangre que viaja hacia el corazón.

- 17.8 El principio de Bernoulli establece que la presión ejercida por una corriente de aire o de líquido dentro de un recipiente es inversamente proporcional a la velocidad de esa corriente. Este principio permite explicar por qué vuelan los aeroplanos. Debido a que el ala es curva en su parte superior, conforme ésta se abre paso en la atmósfera el aire que circula encima de ella tiene que recorrer una mayor distancia que el que circula por debajo, de modo que se mueve más rápido. La presión resultante encima del ala, que es menor que la de abajo (principio de Bernoulli), genera la fuerza de ascenso que eleva al avión. El principio de Bernoulli también opera en ciertas patologías de las venas, como en el caso de las venas varicosas. Explique esta relación con base en lo que sabe acerca de la estructura de las venas y de la circulación sanguínea.

Las venas varicosas afectan generalmente a personas que deben permanecer de pie por largos periodos. La circulación de la sangre en las venas depende de mecanismos pasivos; por ejemplo, la contracción de los músculos circundantes. Cuando se está de pie, la sangre debe moverse en contra de la gravedad y su movimiento es muy lento; por tanto, conforme al principio de Bernoulli, la presión contra las paredes venosas es muy alta. A causa de la distensión de las paredes, las válvulas de las venas quedan cortas y ya no pueden juntarse para efectuar el cierre, de modo que la sangre retrocede a través de ellas, lo cual entorpece su flujo y distiende aun más las paredes. La presión y la distensión acaban por dañar las válvulas y las paredes de la vena, con lo que el problema se exagera. Las medias de soporte elástico pueden ayudar a contrarrestar la distensión venosa; en los casos más graves puede ser necesaria la extirpación quirúrgica de la vena.

- 17.9 Para medir la presión sanguínea se utiliza un esfigmomanómetro. Este aparato consta de una manga inflable unida a un tubo rematado por un

bulbo que se usa para inflarla a presión y a un segundo tubo conectado al **manómetro** de mercurio (aparato para medir la presión). La manga se enrolla en el brazo del sujeto y enseguida se infla a una presión superior al límite más alto de presión sistólica humana. Se coloca un estetoscopio sobre la arteria antecubital, debajo de la orilla de la manga. Luego se va aminorando lentamente la presión. Al principio no se escucha nada; luego, a una presión específica, se escucha un fuerte latido en sincronía con el pulso cardíaco. Ese latido desaparece en cuanto la presión llega al límite inferior. La presión en la cual se escucha por primera vez el sonido corresponde a la presión sistólica; la presión en que desaparece el sonido es la presión diastólica. ¿Por qué cree que estos dos puntos se consideran mediciones de la presión sistólica y de la diastólica?

La presión máxima que se aplica a la manga es suficiente para cerrar por completo la arteria antecubital. Cuando la presión de la manga decrece a un nivel justo por abajo de la presión ejercida por el corazón sobre la arteria (presión sistólica), ese órgano vence la constricción de la manga y bombea un pequeño chorro de sangre a través de la arteria. Se considera que el latido que se escucha con el estetoscopio es este primer chorro. En tanto exista suficiente presión en la manga para causar por lo menos una ligera constricción de la arteria, la turbulencia que se produce al pasar la sangre por este punto es lo que crea el sonido que se escucha. Conforme la presión de la manga se va aligerando, se llega a un punto en el cual la presión en la arteria en reposo (diástole ventricular) es suficiente para evitar hasta la más ligera constricción; por tanto, no se produce turbulencia en la arteria y el sonido cesa. Esta presión, apenas suficiente para mantener la redondez natural de la arteria, es la diastólica.

- 17.10 Una de las funciones primordiales de la sangre es transportar oxígeno a los tejidos. Sin embargo, el agua e incluso el plasma recogen muy poco oxígeno en comparación con ésta. ¿Cómo resuelven este problema los organismos vivos?

Existen pigmentos especiales que se combinan fácilmente con el oxígeno y que después lo liberan en sitios apropiados de los tejidos. La **hemoglobina** (Hb) es el pigmento mejor conocido. La eficiencia de la sangre entera de los seres humanos para transportar oxígeno es unas 70 veces mayor que la del plasma, lo cual sugiere que la hemoglobina tiene una alta capacidad para combinarse con el O₂. En los mamíferos y en otros vertebrados, la hemoglobina se encuentra en el interior de los eritrocitos. En muchos anélidos y moluscos es un constituyente del plasma. Existen otros pigmentos en el reino animal. La clorocruorina, un pigmento verde del plasma de

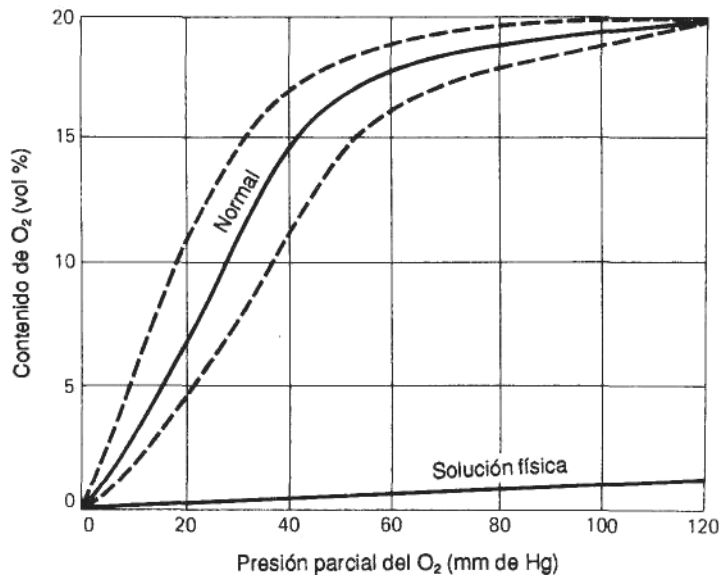


Fig. 17.6 Curva de disociación de la oxihemoglobina

algunos anélidos, tiene hierro en su grupo prostético. La **hemoeritrina** también contiene hierro, pero está asociada con los elementos celulares en la sangre de los anélidos. La **hemocianina** es un pigmento azul que contiene cobre y que se encuentra comúnmente en el plasma de muchos moluscos.

Cuando se combina con el oxígeno, la hemoglobina recibe el nombre de **oxihemoglobina**. Esta última tiene un color rojo intenso a diferencia del color casi purpúreo de la hemoglobina. En los vertebrados, la fijación del oxígeno a los pigmentos respiratorios es más laxa que en los invertebrados. Esto ha llevado a suponer que una de las principales funciones de esos pigmentos en los invertebrados es almacenar oxígeno por largos periodos para hacer frente a los ambientes extremadamente anaeróbicos.

- 17.11** El émbolo y el trombo son coágulos anormales que se forman dentro del sistema circulatorio. Un **trombo** se origina en un sitio específico y ahí permanece. Produce daños al ocluir una arteria y los lechos capilares que se derivan de ella. Si un trombo se origina en la arteria coronaria y bloquea una de sus ramas principales, sobreviene un tipo de ataque cardíaco llamado **embolia o trombosis coronaria**.

El **émbolo** es un coágulo que después de formarse en cierta región viaja a través del torrente sanguíneo hasta que bloquea un vaso en algún sitio distante (embolia). Es muy frecuente que la inactividad forzosa después de una intervención

quirúrgica o durante una enfermedad grave promueva la formación de coágulos, sobre todo en las venas de las piernas. Dichos coágulos pueden desprenderse y dar lugar a una embolia. ¿Por qué no hay peligro de que estos coágulos se alojen en el cerebro y provoquen una embolia cerebral? ¿Qué clase de embolia es la que provocan?

Toda la sangre venosa debe regresar primero al corazón antes de reingresar a la circulación sistémica. Cualquier coágulo que se forme en la pierna debe pasar primero por el lado derecho del corazón. Puesto que toda la sangre que entra al corazón debe pasar antes a través de los pulmones, el coágulo transportado por vía venosa (desde las piernas o cualquier otra parte del cuerpo) es filtrado por las arterias o los capilares pulmonares, de modo que no puede seguir adelante y alojarse en el cerebro. Aunque un coágulo formado en las piernas no puede alojarse en el cerebro, sí puede hacerlo fácilmente en los pulmones y ocasionar una **embolia pulmonar**, trastorno potencialmente mortal.

- 17.12** Cuando la sangre entera es sometida a presiones parciales de oxígeno cada vez mayores, éste se combina con ella para formar oxihemoglobina. La combinación del oxígeno con la hemoglobina puede expresarse como **volúmenes porcentuales** (vol %), es decir, como mililitros de oxígeno por cada 100 mL de sangre, o bien como porcentajes de saturación de la hemoglobina con oxígeno. En

la figura 17.6 se muestra la asociación del oxígeno y la hemoglobina en tres condiciones fisiológicas diferentes (Prob. 17.13). Como podrá apreciarse, al aumentar la presión parcial de oxígeno la cantidad de este elemento en la sangre (expresada en volúmenes porcentuales) se eleva con rapidez dentro de límites estrechos. La gráfica de este fenómeno es una curva sigmoideal. Esta súbita elevación obedece a la formación de oxihemoglobina. La línea recta cercana a la zona inferior de la gráfica muestra la limitada captación de oxígeno de una solución que *no* tiene hemoglobina. Dado que la absorción de oxígeno representada por las curvas se debe casi en su totalidad a la formación de oxihemoglobina, ¿en qué volumen porcentual puede decirse que la hemoglobina está saturada prácticamente al 100%?

En la figura 17.6 se aprecia que la rápida formación de oxihemoglobina empieza a disminuir (las curvas comienzan a perder verticalidad) a una presión parcial de oxígeno aproximada de 60 mm de Hg. Las curvas siguen elevándose un poco más allá de ese punto, pero es obvio que se toman casi horizontales al acercarse a los 20 vol %. Por consiguiente, este es el punto aproximado en el cual la hemoglobina está saturada al 100% con oxígeno. Se sabe, con base en análisis, que la hemoglobina tiene una saturación aproximada de 50% al llegar a los 10 vol %.

17.13 Las dos curvas punteadas que flanquean a la curva continua de la Fig. 17.6 representan la formación de oxihemoglobina en dos concentraciones distintas de dióxido de carbono: una curva muestra la absorción de oxígeno en presencia de una alta concentración de dióxido de carbono (como sucede en las venas) y la otra en condiciones de baja concentración de dióxido de carbono (como sucede en las arterias). Oiga cuál es la diferencia entre esas dos curvas. [Pista: es tan importante que la hemoglobina pueda ceder oxígeno (por ejemplo, en un músculo saturado de dióxido de carbono y que necesita oxígeno) como que pueda combinarse con él.]

Para la hemoglobina es una ventaja evidente su gran afinidad por el oxígeno al pasar por los pulmones y las arterias, ya que en estos sitios es donde recoge y transporta dicho elemento. Sin embargo, cuando la hemoglobina saturada llega a regiones desoxigenadas del cuerpo (regiones que tienen altos niveles de dióxido de carbono) tiene una afinidad menor al oxígeno, lo cual representa una ventaja porque de esta manera lo cede con más facilidad a los tejidos que lo necesitan. Otra manera de decir que la hemoglobina tiene menor afinidad al oxígeno es afirmando que a cierta presión parcial de oxígeno está menos saturada. Por ejemplo, en la figura 17.6 puede verse que

a 20 mm de Hg, la curva de la derecha presenta sólo 4 vol %, en tanto que la curva izquierda exhibe 10 vol %. De esta manera, la curva de la derecha representa a la hemoglobina cuando ésta tiene una poca afinidad al oxígeno (como sucede en los músculos y las venas); por tanto, esta curva se forma cuando existe una alta concentración de dióxido de carbono en los músculos y en las venas. La curva de la izquierda indica una mayor afinidad al oxígeno, lo cual indica el estado de la hemoglobina cuando ésta pasa por los pulmones y las arterias. El corrimiento de la curva hacia la derecha en presencia de altas concentraciones de dióxido de carbono (y bajo pH) se denomina **efecto de Bohr**.

17.14 Dos leyes que gobiernan la absorción de gases por los líquidos nos permiten comprender el fenómeno de transporte sanguíneo de gases. La **ley de Henry** se refiere al equilibrio entre los gases en solución y los que se encuentran en la atmósfera inmediatamente encima de dicha solución. Específicamente, la presión o tensión de un gas disuelto en un líquido (es decir, su tendencia a escapar del líquido) es igual a la presión parcial del mismo gas afuera del líquido, la cual se opone a la tendencia del gas a escapar. Si la presión atmosférica se reduce, el gas sale del líquido hasta que se establece un nuevo equilibrio. Si la presión atmosférica aumenta, el gas se disuelve en el líquido hasta establecer un nuevo equilibrio. Según la **ley de las presiones parciales de Dalton**, en una mezcla de gases cada gas ejerce una presión directamente proporcional a su cantidad relativa en la mezcla. La presión ejercida por cada uno de los gases se denomina **presión parcial** (P) de ese gas; la presión total de la mezcla es igual a la suma de todas las presiones parciales.

Entre los factores que afectan la solubilidad de un gas en un líquido pueden citarse la temperatura y el **coeficiente de solubilidad** (una medida de la tendencia específica a disolverse) particular del gas. En general, cuanto más alta sea la temperatura menor será la solubilidad del gas.

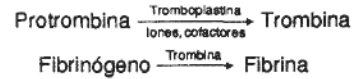
Si una mezcla de tres gases, A , B y C , ejerce una tensión total de 1000 mm de Hg y A constituye el 62% de la mezcla, B el 15% y C el 23%, ¿cuál es la presión parcial de cada uno de los tres gases?

$$\begin{aligned} P_A &= 1000 \text{ mm de Hg} \times 0.62 = 620 \text{ mm de Hg} \\ P_B &= 1000 \text{ mm de Hg} \times 0.15 = 150 \text{ mm de Hg} \\ P_C &= 1000 \text{ mm de Hg} \times 0.23 = 230 \text{ mm de Hg} \end{aligned}$$

17.15 Elabore una tabla que muestre los diversos constituyentes celulares de la sangre.

Eritrocitos	Leucocitos	Trombocitos
	Granulocitos	Agranulocitos
	Neutrófilos	Monocitos
	Eosinófilos	Linfocitos
	Basófilos	

17.16 Resuma las principales reacciones químicas que ocasionan la formación de un coágulo sanguíneo.



Problemas complementarios

- 17.17 El principal constituyente del plasma es a) una proteína, b) el NaCl. c) agua, d) el colesterol, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 17.18 El lugar del corazón donde se encuentra la musculatura más gruesa es a) la aurícula derecha, b) el ventrículo izquierdo, c) la aorta, d) el ventrículo derecho, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 17.19 Un sitio secundario de oxigenación de la sangre (además de los pulmones) en los anfibios es a) la piel, b) el encéfalo, c) el hígado, d) el riñón, e) el bazo.
- 17.20 ¿A través de qué vaso importante del ser humano regresa al corazón la sangre venosa procedente de la cabeza? a) aorta, b) vena cava superior, c) vena porta hepática, d) arteria carótida, e) vena subclavia.
- 17.21 Los ventrículos pasan más tiempo en la diástole que en la sístole.
a) Verdadero, b) Falso.
- 17.22 La estimulación vagal del corazón tiende a disminuir la frecuencia cardíaca.
a) Verdadero, b) Falso.
- 17.23 A diferencia de los capilares, las arterias y venas carecen de endotelio.
a) Verdadero, b) Falso.
- 17.24 En la arteriosclerosis (un caso especial de **aterosclerosis**), la sedimentación de lípidos como el colesterol seguida por la precipitación de sales de Ca^{2+} acelera el endurecimiento de los vasos.
a) Verdadero, b) Falso.
- 17.25 En el sistema cardiovascular sólo se observan válvulas en el corazón.
a) Verdadero. b) Falso.
- 17.26 El gasto cardíaco aumenta por igual al incrementar se la frecuencia cardíaca o al elevarse el gasto sistólico.
a) Verdadero, b) Falso.
- 17.27 La mejor manera de describir el sistema linfático es considerarlo como un sistema auxiliar de las venas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 17.28 La parte más importante del sistema cardiovascular es el lecho capilar.
a) Verdadero, b) Falso.
- 17.29 Es muy frecuente que la obesidad se relacione con cierta hipertensión. La pérdida de peso ayuda a aliviar la hipertensión.
a) Verdadero, b) Falso.
- 17.30 En general, los animales pequeños tienen un ritmo cardíaco más lento que el de los animales más grandes.
a) Verdadero, b) Falso.

Respuestas

17.17	c)		
17.18	b)	17.22	a)
17.19	a)	17.23	b)
17.20	b)	17.24	a)
17.21	a)	17.25	b)
		17.26	a)
		17.27	a)
		17.28	a)
		17.29	a)
		17.30	b)

Inmunología

En el sentido más amplio, **Inmunología** se refiere a todos los mecanismos de defensa que el cuerpo puede movilizar para combatir una invasión extraña. La piel y sus estructuras son formidables obstrucciones que se oponen a la penetración y la proliferación de virus y bacterias. El sudor y otras secreciones tienden a mantener un pH bajo en la superficie epidérmica, lo cual desalienta la propagación de muchos **patógenos** (organismos que provocan enfermedades). En la superficie de la piel y dentro de muchas de las grietas y conductos del cuerpo habita la **flora natural**, integrada por bacterias afines cuyas poblaciones se mantienen mutuamente bajo control; estas bacterias no sólo se limitan unas a otras, sino que además actúan como barreras que obstaculizan el desarrollo de microorganismos extraños.

Las estructuras internas contiguas a todos los orificios del cuerpo están recubiertas por una capa de moco protector que no sólo funciona como lubricante, sino además atrapa a los organismos invasores, que son excretados posteriormente. De hecho, las secreciones presentes en conductos tubulares como los lagrimales son bactericidas (matan a las bacterias).

En caso de que la fortaleza epidérmica llegue a ser penetrada, pueden iniciarse varias respuestas internas, las cuales constituyen el repertorio de sistemas de defensa del cuerpo. En particular, los virus estimulan la producción de **Interferones**, pequeñas proteínas sintetizadas por una célula que fue atacada por el virus. Al fijarse a las células vecinas, los interferones bloquean la formación de las proteínas del virus y, de ese modo, las protegen contra la invasión viral.

Los interferones también han sido señalados como posibles agentes anticancerosos, aunque hasta ahora los resultados de las investigaciones no han permitido demostrar su eficacia como inhibidores de la proliferación cancerosa.

16.1 SISTEMAS INMUNES HUMANOS

Los **sistemas inmunes** constan de defensas cuya acción es muy específica. El entorno anatómico en que actúa

este sistema de defensa incluye los vasos linfáticos, los ganglios linfáticos esponjosos, los leucocitos de la sangre y la médula ósea y el timo. La respuesta inmune es mediada casi enteramente por dos tipos de linfocitos: **linfocitos B** y **linfocitos T**. Ambos tipos se derivan de las **células linfocíticas** de la médula ósea; luego son procesados (los linfocitos T en el timo y los linfocitos B en la médula ósea) y finalmente se alojan en los tejidos linfoides del cuerpo. Durante la respuesta inmune a los agentes extraños, los linfocitos B se dedican principalmente a la producción de proteínas globulares llamadas **anticuerpos**; este proceso constituye la **respuesta humoral**. En el segundo tipo de respuesta inmune, llamada **respuesta celular**, los linfocitos T inician el ataque contra los cuerpos extraños mediante diversos tipos celulares. En ambos tipos de respuesta, la entidad invasora es identificada gracias a sus **antígenos**. Cada toxina u organismo posee compuestos químicos únicos, que no están presentes en ninguna otra entidad; esos son los antígenos. Por lo general se trata de proteínas, polisacáridos voluminosos o poliproteínas de gran tamaño, que a menudo se localizan en la superficie de los organismos unicelulares. En el cuerpo humano existe un anticuerpo **específico** casi para cada antígeno.

RESPUESTA HUMORAL

Los anticuerpos son proteínas globulares codificadas por genes específicos. También se conocen como **inmunoglobulinas** debido a sus características globulares y a su asociación con la respuesta inmune. Constan de cuatro cadenas polipeptídicas (Fig. 18.1). Dos de esas cadenas son muy largas y se denominan **cadenas pesadas**; por lo general, éstas son idénticas. Las dos cadenas restantes, llamadas cadenas ligeras, son cortas y también poseen estructuras idénticas. Cada una de las cuatro cadenas, que están unidas entre sí por medio de puentes de disulfuro ($-S-S-$), poseen una región **constante** que es característica para cada clase de anticuerpo y una región variable, la cual les confiere la especificidad necesaria para corresponder a cada uno del millón o más

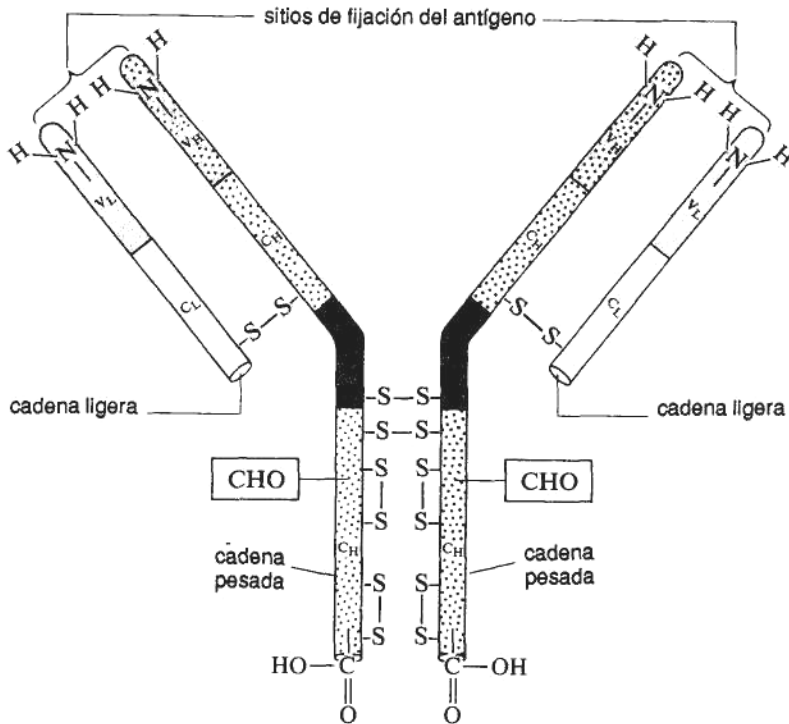


Fig. 18.1 Estructura de un anticuerpo

tipos de antígenos a los que está expuesta una persona durante su vida.

Cada anticuerpo tiene dos sitios de fijación para el antígeno: las dos hendiduras formadas por la asociación de las cadenas pesadas y ligeras. La abertura de cada una de esas hendiduras se localiza en el extremo NH₂ (cabeza), el cual contiene las secuencias variables. Dichas secuencias producen conformaciones únicas en los anticuerpos, de modo que cada anticuerpo posee una hendidura en la que encaja un antígeno específico. En la actualidad se sabe que no es necesaria la participación de todo el antígeno en el proceso de fijación; más bien, una pequeña porción de éste, llamada **determinante antigénico**, encaja en la hendidura del anticuerpo. A su vez, la hendidura no sólo se debe a la secuencia primaria de aminoácidos de los sitios variables, sino que también depende de los complejos patrones de plegamiento de las cadenas ligeras y pesadas.

Un antígeno, sobre todo si es complejo, puede reaccionar con más de un anticuerpo, aunque estos casos son excepcionales. Asimismo, los antígenos que reaccionan inicialmente con los anticuerpos para estimular la proliferación de los linfocitos deben ser moléculas

grandes. Después puede bastar con el determinante antigénico para que la respuesta inmune prosiga.

En los seres humanos se han encontrado cinco tipos de anticuerpos. El grupo de inmunoglobulinas más común es el de las **gammaglobulinas (IgG)**. La **IgM** es el primer grupo que aparece en el momento de una infección, pero estos anticuerpos tienen una tasa de conversión muy rápida y no persisten en altas concentraciones. Las lágrimas, la saliva y hasta la leche contienen **IgA**, un tercer grupo, cuya función es mantener controlada la proliferación bacteriana en las estructuras en las que hay esas secreciones. La **IgD** suele estar asociada con la superficie de los linfocitos B, aunque ahora se desconoce su función. Al fijarse a su antígeno, la **IgE** hace que las células cebadas secreten histamina. Esta clase de anticuerpos también participa en la lucha del organismo contra los parásitos y además interviene en las reacciones alérgicas.

Los anticuerpos son el arma principal de la respuesta humoral. Pueden atacar en forma directa al organismo o la molécula antigénica, pero también pueden activar sistemas relacionados con ellos para que ataquen al invasor.

Un mecanismo de ataque más directo es la **aglutinación**, consistente en la formación de grumos de antígenos mediante formación de complejos antígeno-anticuerpo. Puesto que cada anticuerpo tiene dos sitios de fijación, puede sujetar dos organismos antigénicos (por ejemplo, bacterias); a su vez, casi todos los antígenos tienen múltiples sitios antigénicos, de modo que se adhieren a más de un anticuerpo. El resultado es una maraña de anticuerpos y antígenos interconectados. Estos complejos disminuyen la movilidad de los agentes invasores y los hacen más vulnerables a la **fagocitosis**, proceso mediante el cual los leucocitos engloban e ingieren a los invasores. Otra posibilidad es que los grumos se vuelvan insolubles y se precipiten, limitándose en esa forma su movilidad. Ciertos anticuerpos pueden lisar las células a las que atacan, mientras que otros se adhieren a los sitios tóxicos de los antígenos y de ese modo los neutralizan eficazmente.

Cuando los anticuerpos forman un complejo con sus antígenos específicos, también activan el sistema del **complemento**, grupo de aproximadamente 12 precursores enzimáticos presentes en el plasma y en otros líquidos del cuerpo. Las enzimas activas de este sistema afectan las membranas celulares de los organismos invasores y acaban por provocar citólisis (rompimiento de la célula). Asimismo, el complemento hace que las superficies celulares se tornen más vulnerables a la fagocitosis y ejerce un **efecto quimiotáctico** que atrae los neutrófilos y macrófagos hacia el organismo invasor. Por otra parte, algunos virus pierden su infectividad cuando el complemento ataca sus estructuras moleculares; además, el complemento reduce la movilidad del organismo al aglutinarlo. Por último, el complemento estimula una **respuesta inflamatoria** local.

EJEMPL01 La respuesta inflamatoria es un fenómeno inespecífico que ocurre cuando hay daño celular o la posible penetración de organismos invasores a través de las defensas mecánicas del cuerpo. Es mediada principalmente por la histamina que secretan las células epiteliales y las células cebadas del tejido conectivo entretejido que sufrieron daños. La respuesta inflamatoria se relaciona con un incremento del flujo sanguíneo hacia el área dañada, sobre todo por vasodilatación de las arteriolas más pequeñas inducida por la histamina. Las paredes de los capilares se distienden y son fácilmente atravesadas por los granulocitos (sobre todo neutrófilos; Fig. 17.4), los cuales se congregan en el sitio de la lesión. La hinchazón y el aumento de temperatura locales pueden ir acompañados por fiebre sistémica y un marcado incremento en la cantidad de granulocitos. Por lo regular, la fiebre se debe que las bacterias liberan unas proteínas denominadas **pirógenos**.

Ciertos anticuerpos, en particular los del tipo IgE, se fijan a las membranas celulares, incluso a las de los basófilos de la sangre. Cuando un antígeno reacciona

con esta clase de anticuerpos, la célula que posee dicho antígeno se hincha hasta reventar, liberando así compuestos quimiotácticos, enzimas lisosómicas y un factor que prolonga las contracciones del músculo liso.

RESPUESTA CELULAR

En la respuesta celular, células enteras —linfocitos T sensibilizados— atacan a las células eucarióticas invasoras, independientemente de que estas últimas pertenezcan a parásitos helmínticos o sean células del propio organismo, pero que cambiaron hasta el punto en que los linfocitos ya no las identifican como "propias"; por ejemplo, células cancerosas, células que fueron invadidas por virus (y que por lo mismo ostentan en la superficie los antígenos virales) o células de órganos y tejidos trasplantados. La reacción entre el linfocito T y el invasor es más intensa cuando la célula objetivo tiene dos antígenos que el linfocito puede identificar. Puesto que las células infectadas por virus tienen al mismo tiempo el antígeno "propio" y el antígeno viral contra el que está sensibilizado el linfocito, son particularmente vulnerables a la acción de este último.

EJEMPLO 2 Un conjunto de antígenos íntimamente asociados con el glicocáliz (porción de carbohidrato de la membrana celular) desempeña un papel fundamental en cuanto a la identificación de las células como propias y a la reacción, durante la respuesta inmune celular, de las células corporales infectadas con los linfocitos T. Otro conjunto de estos antígenos sólo está presente en las células que constituyen el sistema Inmune de defensa; este grupo promueve la cooperación y la asociación íntima que caracterizan al sistema inmune. Tales antígenos son glicoproteínas y constituyen el **sistema de histocompatibilidad mayor** (MHC, del inglés *major histocompatibility complex*). Son codificados por cerca de 24 genes y en vista de que cada uno de esos genes existe en muchas formas alélicas, el número de combinaciones genéticas diferentes, cada una de las cuales produce un complejo antigénico único, es casi ilimitado. El MHC es sumamente útil para predecir la posibilidad de éxito de un trasplante de órganos y también es importante en la medicina forense (legal) como un medio muy preciso para la identificación de individuos, incluso a partir de cantidades muy pequeñas de tejidos, en los casos de crimen o deslinde de la paternidad.

La destrucción del organismo invasor durante la respuesta celular se realiza a través de varios mecanismos. Un tipo especializado de linfocitos T llamados **linfocitos T citotóxicos** atacan directamente a los invasores. Como los anticuerpos, los linfocitos T están sensibilizados hacia el antígeno específico que están atacando. Al encontrarlo, el linfocito secreta enzimas citotóxicas y digestivas que lisan a la célula exótica. Por otra parte, los linfocitos T también liberan factores que atraen a los

macrófagos, incrementan la actividad de éstos y los mantienen en el área infectada, donde se dedican a fagocitar a los invasores.

18.2 LA RESPUESTA INMUNE

Hace tiempo existían dos teorías que explicaban la increíble variedad de anticuerpos (más de un millón) que puede ser generada por los antígenos que circulan en el cuerpo. La teoría instruccional explicaba esa diversidad suponiendo que los antígenos tenían la capacidad de estimular en los leucocitos la producción de anticuerpos al intervenir directamente en el proceso de formación de estos últimos. En esta hipótesis se presuponía que el antígeno era como un molde que dirigía la actividad del sistema inmune. Sin embargo, la teoría actual sostiene

que la variabilidad es resultado de un caso extraordinario de reordenamientos del DNA. Aunque el DNA está formado normalmente por secuencias lineales más o menos estables de tripletes (codones), el DNA que codifica los segmentos variables de las inmunoglobulinas parece tener la capacidad de reordenarse, posibilitando así la existencia de un millón de secuencias inmunoglobulínicas y de proteínas superficiales y, por tanto, la de un millón de linfocitos distintos. Por consiguiente, no es el efecto de cada antígeno como molde de su propio anticuerpo lo que produce la pasmosa variabilidad de los linfocitos, sino un reordenamiento genético dentro del propio genoma del linfocito, reacomodo que da por resultado tantas combinaciones como antígenos pueda haber.

Cuando un antígeno invade el cuerpo, el anticuerpo específico contra él se moviliza para incapacitarlo. Esta rápida proliferación del anticuerpo puede explicarse mediante la teoría de la selección clonal (**Fig. 18.2**),

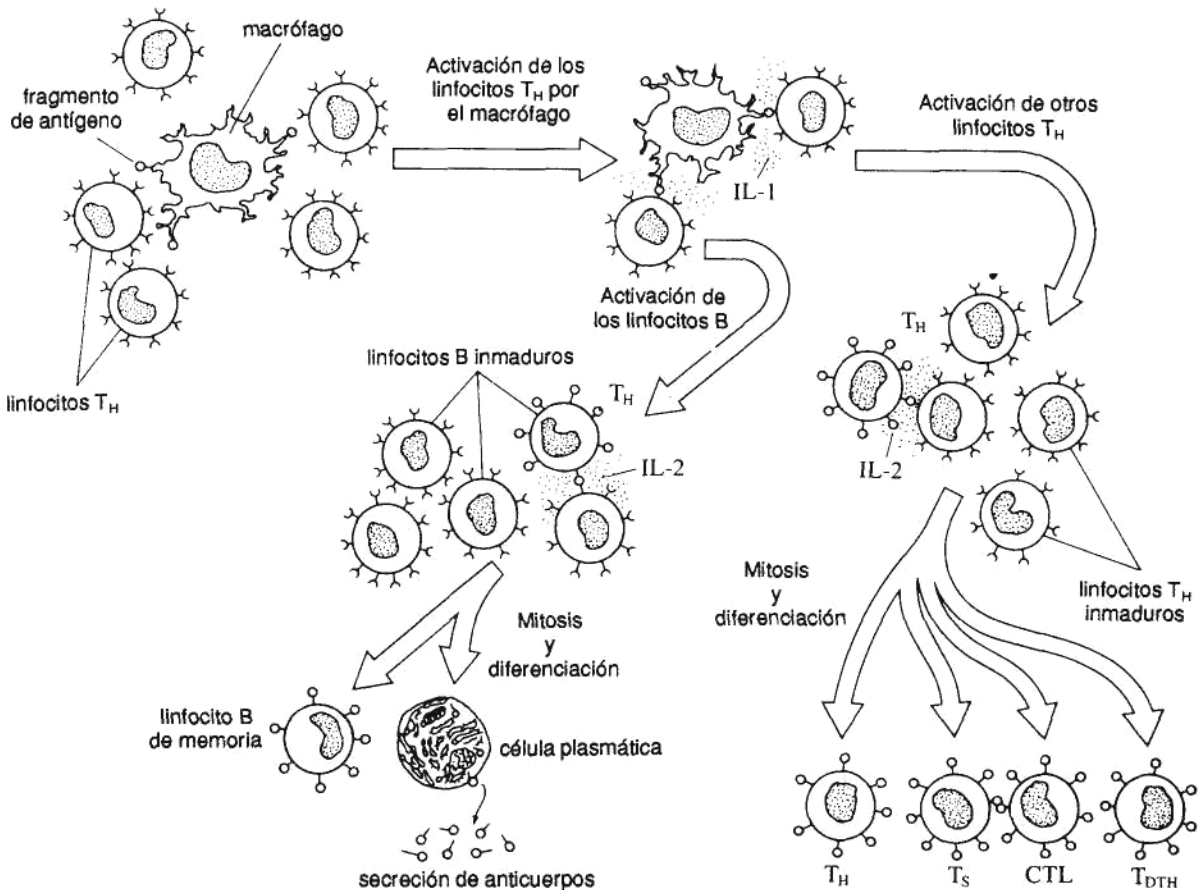


Fig. 18.2 Selección clonal

propuesta inicialmente por MacFarlane-Burnett, un inmunólogo australiano. Según esta teoría, un monocito transformado en macrófago de grandes dimensiones fagocita y digiere al organismo invasor, pero incorpora los antígenos de éste a su propia membrana plasmática. Luego busca **células T auxiliares** (linfocitos T_H) cuyas moléculas superficiales corresponden específicamente al antígeno transportado por el macrófago y las activa mediante la secreción de **interleucina 1** (IL-1).

Estas células T auxiliares activadas tienen dos funciones. Una es buscar linfocitos B inmaduros que contengan anticuerpos superficiales idénticos a los propios (y por tanto, que sean específicos contra el antígeno que provocó la respuesta) y secretar **Interleucina 2** (IL-2). Esto hace que el linfocito "inocente" empiece a dividirse y forme **células plasmáticas** y **células de memoria**. Estos dos tipos de células se dividen varias veces e inundan el cuerpo con su descendencia. Las células plasmáticas, cuya vida es efímera, secretan anticuerpos en grandes cantidades. Las células de memoria también producen anticuerpos, pero se mantienen latentes durante el ataque inicial del antígeno; estas células permanecen en circulación después de que se erradicó al antígeno, listas para reiniciar la secreción de anticuerpos en caso de que vuelva a presentarse el antígeno en cuestión.

En su segunda función, la célula T auxiliar busca linfocitos T inmaduros portadores de las mismas moléculas superficiales de identificación y las activa por medio de la interleucina 2. Luego, esos linfocitos T se diferencian para convertirse en células de memoria, linfocitos T citotóxicos, más células T auxiliares y **células T supresoras**. Ya estudiamos las funciones de los tres primeros tipos. Las células T supresoras detienen la reacción inmune cuando el invasor ya fue sojuzgado y sólo quedan las células de memoria, las cuales se reactivarán en caso de que el antígeno reaparezca.

18.3 HIBRIDOMAS

En 1984, dos inmunólogos europeos recibieron el premio Nobel de fisiología o medicina por haber creado la **técnica de los anticuerpos monoclonales**. En esencia, este procedimiento consiste en la selección de un linaje de linfocitos que produce cierto anticuerpo y la fusión de esos linfocitos con células cancerosas. El resultado es un **hibridoma**. Cuando están en cultivo, las células ordinarias mueren normalmente después de unas cuantas divisiones, mientras que las células cancerosas son prácticamente inmortales. Los hibridomas combinan esa longevidad con la capacidad del linfocito para sintetizar un solo anticuerpo. La producción de anticuerpos puros es un valiosísimo instrumento para los investigadores, sobre todo porque es posible marcar el anticuerpo con un colorante o con otras sustancias que posibilitan su

rastreo. Si se permite que esos anticuerpos marcados formen complejos con los antígenos, es posible localizar estos últimos dentro de cada tejido e incluso intracelularmente. Por otra parte, también cabe la posibilidad de obtener grandes cantidades de anticuerpos puros contra cualquier antígeno e incluso de enviar medicamentos citotóxicos hasta las células específicas que es necesario matar, para lo cual basta con unirlos al anticuerpo dirigido contra dichas células.

18.4 SIDA

El SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida) es una enfermedad ocasionada por el retrovirus HTLV-III. En fecha reciente se dio a este RNA virus el nombre de **HIV** (del inglés *human immunodeficiency virus*). Su virulencia es atribuida a su capacidad para atacar un grupo de linfocitos T denominado subgrupo T4, los cuales son imprescindibles para la inmunidad celular. La destrucción de esas células hace que el cuerpo sea vulnerable a tipos raros de cáncer y a diversas infecciones que atacan una vez debilitado el sistema inmune. Se tienen pruebas cada vez más firmes de que el HIV puede atravesar la barrera cefalosanguínea y alojarse en las neuronas del encéfalo. Esto explica los extraños cambios de conducta que acompañan a la infección en algunos casos.

Según parece, esta enfermedad surgió en África a finales de la década de 1960, pero no quedó identificada como una enfermedad por derecho propio sino hasta finales de la década de 1970. Quizá provino originalmente de los monos verdes que habitan en la región del Sudafrica. Puesto que el virus no se transmite fácilmente de un individuo a otro, es necesario algún contacto íntimo para que haya contagio. El virus está presente en la sangre, las lágrimas, la saliva y el semen. La transmisión ocurre durante la penetración sexual por el ano o la vagina, quizá también durante el contacto genitobucal y, desde luego, al mezclarse las sangres durante una transfusión sanguínea o cuando los drogadictos comparten una jeringa para inyectarse en las venas. Quizá la mordedura de un individuo infectado también sea una vía de contagio, pero se considera que las picaduras de insectos no son causa de transmisión.

Es probable que este virus templado se aloje dentro del linfocito T4 y que allí permanezca en latencia por largos periodos. Ante el estímulo de otra infección o cuando se presenta algún otro fenómeno de esa naturaleza, el virus obliga a la célula a sintetizar una copia de DNA de su núcleo de RNA y luego a producir varias copias del virus, las cuales destruyen la célula o la incapacitan para realizar su función. Esto impide el funcionamiento de todo el sistema inmune. Se han probado varios tratamientos a base de medicamentos para detener la degeneración del sistema inmune, pero hasta la fecha no

se ha logrado detener en forma significativa el proceso infeccioso.

18.5 GRUPOS SANGUÍNEOS HUMANOS

En los glóbulos rojos existen varios antígenos que determinan el tipo de la sangre. Por el año de 1900, Karl Landsteiner descubrió la primera clase importante de estos polisacáridos antigénicos, es decir los que corresponden al tipo sanguíneo ABO. En realidad se trata de sólo dos tipos: un antígeno A y un antígeno B (Cuadro 18.1). Las personas que poseen antígenos A en sus eritrocitos presentan anticuerpos B en su plasma sanguíneo y se dice que son tipo A. Los individuos con antígenos B contienen anticuerpos A en su plasma y son clasificados como tipo B. Las personas con antígenos A y B en los eritrocitos son tipo AB y no presentan anticuerpos ABO en su plasma. La gente tipo O carece de antígenos en sus eritrocitos pero tiene en su suero ambos anticuerpos. Desde luego, surgen problemas cuando se presentan al mismo tiempo los antígenos y anticuerpos del mismo tipo. En el transcurso de la evolución del ser humano, la selección natural eliminó esas contigüidades, de modo que el antígeno A jamás está presente con el anticuerpo A y el antígeno B nunca se presenta con el anticuerpo B.

está tan diluido en el plasma del receptor que los anticuerpos del donador no constituyen una amenaza significativa para los glóbulos rojos del receptor. Como se aprecia en el cuadro 18.1, los individuos con sangre tipo O son donadores universales porque sus eritrocitos carecen de antígenos, mientras que los individuos tipo AB son receptores universales gracias a que su plasma carece de anticuerpos que puedan reaccionar con los glóbulos rojos del donador.

Casi siempre, antes de efectuar una transfusión sanguínea se realizan pruebas de compatibilidad mediante pequeñas muestras de sangre tomadas del donador y el receptor a fin de asegurarse de que no ocurrirá aglutinación de la sangre.

Existen otros antígenos de los glóbulos rojos que pueden provocar aglutinación de la sangre. Un factor antigénico llamado Rh está presente (Rh^+) o ausente (Rr). Cuando está presente, estimula la formación de anticuerpos contra el Rh en los individuos Rh^- . El Rh es causa de complicaciones del embarazo cuando el padre es Rr^+ y la madre es Rh^- . Los hijos de tales uniones suelen ser Rh^+ , pues el Rh se hereda como alelo dominante. Cuando se mezclan pequeñas cantidades de sangre materna y fetal a través de la placenta debido a cualquier comunicación entre los dos Sistemas circulatorios independientes, la madre produce anticuerpos antiRh. No es sino

Tabla 18.1 Tipos sanguíneos ABO

<u>Genotipo</u>	<u>Fenotipo (tipo sanguíneo)</u>	<u>Antígeno</u>	<u>Anticuerpo</u>
$I^A I^A$ o $I^A i$	A	A	β
$I^B I^B$ o $I^B i$	B	B	α
$I^A I^B$	AB	A y B	ninguno
ii	O	ninguno	α y β

Los problemas surgen si durante una transfusión sanguínea se inyectan eritrocitos con el antígeno A en personas cuyo plasma contiene el anticuerpo A (tipos B y O) o cuando se introducen eritrocitos con el antígeno B en individuos con el anticuerpo B en su plasma (tipos A y O). En tales condiciones, los glóbulos rojos se aglutinan y precipitan, saliendo de circulación en forma de complejos antígeno-anticuerpo. Cabe destacar que el principal problema en una transfusión son los eritrocitos del donador y el plasma del receptor, pues el plasma del donador

hasta el tercer embarazo cuando ya se produce y transporta a través de la barrera placentaria una cantidad suficiente de anticuerpos para ocasionar daños graves al niño Rh^+ por aglutinación de sus glóbulos rojos. Este trastorno se llama eritroblastosis fetal.

Otros factores antigénicos son los del sistema MN. Estos sistemas antigénicos diversos permiten realizar la identificación de individuos, sobre todo en casos de tipo legal. No obstante, la técnica del MHC ha ido sustituyendo a la tipificación sanguínea para tales fines.

Problemas resueltos

- 18.1** Dada la índole fagocítica de los granulocitos, ¿qué supone el lector que sean los granulos?

Los gránulos son lisosomas (Cap. 4). Cuando el granulocito engloba una bacteria o cualquier otra partícula extraña se forma una vacuola. Los lisosomas, con su gran variedad de enzimas hidrolíticas, se fusionan con dichas vacuolas y ayudan a digerir la partícula "ofensora". Es probable que las enzimas proteolíticas sean el mecanismo más eficaz para la destrucción de dichas partículas.

- 18.2** Los linfocitos B y T inmaduros tienen idéntico aspecto; sin embargo, después de ser activados por las células T auxiliares los linfocitos B forman grandes cantidades de retículo endoplásmico rugoso (RER), mientras que las células T activadas exhiben relativamente poco RER. ¿A qué puede deberse esto?

La t iorme cantidad de RER es señal de una intensa síntesis de proteínas, lo cual es de esperarse en el caso de los linfocitos B, que deben sintetizar copiosas cantidades de Inmunoglobulina. Los linfocitos T activados no producen grandes cantidades de proteínas y, por tanto, no necesitan el RER extra.

- 18.3** Compare los linfocitos B con los linfocitos T.

Los linfocitos B y T se derivan por igual de las células madre hemopoyéticas que son las progenitoras de todas las células sanguíneas (leucocitos y eritrocitos) y que se encuentran en la médula ósea del adulto. Por **células madre** se entiende las células relativamente indiferenciadas de las que se derivan tipos celulares especializados.

El linfocito B se desarrolla y madura dentro de la médula ósea. Al ser sensibilizado por un antígeno adecuado, crece y mediante una rápida división celular produce dos tipos de células diferenciadas. Uno de esos tipos, que se forma en grandes cantidades, es la célula plasmática, la cual secreta en la sangre copiosos volúmenes de su anticuerpo específico. Esto se conoce como respuesta inmune humoral. El segundo tipo es la célula de memoria, más longeva que el otro tipo y en la cual se basa la inmunidad a largo plazo. En caso de que el antígeno particular correspondiente al anticuerpo de las células de memoria vuelva a presentarse más adelante, habrá de inmediato una considerable proliferación de células plasmáticas y de memoria.

El linfocito T madura en el timo bajo la influencia de un complejo hormonal secretado por esa glándula. En la superficie del linfocito T se han detectado dos tipos de receptores cuya función es similar a la de los anticuerpos de los linfocitos B. Los antígenos complementarios de esos receptores se unen a ellos.

Cuando se activa, el linfocito T, al igual que el linfocito B, se divide para formar células de memoria y activar los linfocitos T. Los linfocitos T activos pertenecen cuando menos a tres tipos y todos desempeñan cierta función en la respuesta inmune celular, durante la cual suceden reacciones entre los diversos tipos de linfocitos T y células enteras.

- 18.4** La explicación actualmente aceptada de la extraordinaria diversidad de los anticuerpos presentes en cada especie es que ciertos segmentos del DNA de la región cromosómica que codifica dichos anticuerpos pueden efectuar reordenamientos prácticamente ilimitados. De ese modo, cabe la posibilidad de que en cada linfocito la región cromosómica que codifica un anticuerpo sea única para ese linfocito. ¿Cuáles son las otras dos posibles explicaciones genéticas (aparte de la teoría instruccional) de la vasta diversidad de los anticuerpos?

1) Cada linfocito puede contener los genes para todos los anticuerpos producidos por la especie, pero todos excepto uno están reprimidos. 2) La región cromosómica que codifica los anticuerpos de cada especie puede estar muy expuesta a mutaciones de sustitución de bases.

- 18.5** Es posible inducir la inmunidad artificialmente si se inyecta a una persona un antígeno al que de algún modo se despojó de la capacidad para provocar la enfermedad que ocurriría en condiciones normales. Ese organismo debilitado o muerto si que presentando el antígeno que evoca la respuesta inmune y, por tanto, apresta a la persona en contra de ataques futuros. Esta inmunidad se denomina **Inmunidad activa** porque el sujeto produce activamente los anticuerpos y los linfocitos sensibilizados que combaten al antígeno. (Otro método consiste en inyectar directamente en el sistema anticuerpos o linfocitos sensibilizados provenientes de otro organismo, impartiendo así **inmunidad pasiva** al receptor.)

Por lo general, las vacunas (administración de antígenos) se realizan en varias dosis aplicadas con un intervalo de varias semanas e incluso meses. ¿Por qué supone el lector que las dosis tengan que repartirse a través de ese largo periodo?

Durante la evocación de la **respuesta inmune primaria** sólo existen unas cuantas clonas de linfocitos B y T capaces de responder al antígeno específico introducido. Luego, esas clonas empiezan a dividirse

y a crear linfocitos y células de memoria más sensibilizadas. Son precisamente las células de memoria, que mantienen su vigilia después de la invasión inicial del antígeno, las que se encargan de la **respuesta inmune secundaria** en caso de que el antígeno reinvasa el sistema. Durante esta respuesta secundaria, el número de clonas listas para ser sensibilizadas es mucho mayor que en la respuesta primaria; por consiguiente, la respuesta es más intensa —ya que se sintetizan cantidades mucho mayores de anticuerpos y de linfocitos sensibilizados— y más perdurable. Si las dosis de vacunación se reparten a través de un periodo de varios meses, en cada una de ellas se aprovecha esa respuesta secundaria. Entonces, una cierta cantidad de antígeno produce cantidades mucho más importantes de anticuerpos y linfocitos sensibilizados si, en vez de ser aplicada en una sola dosis, se aplica en varias dosis espaciadas.

18.6 ¿Cómo se enfrentan los anticuerpos a las bacterias y los virus?

Los anticuerpos recubren profusamente a esos invasores; este proceso actúa como un atrayente para los macrófagos, que fagocitan ávidamente a las partículas cubiertas. Hasta la fecha se desconoce la naturaleza exacta de la interacción entre el fagocito leucocítico y el anticuerpo que recubre la superficie celular.

Los anticuerpos adheridos a un virus o a una bacteria pueden obstaculizar los patrones de invasión normales de estos patógenos, sea por bloqueo mecánico (estérico) de los puntos de fijación necesarios o por interacción química con ciertos sitios de la partícula invasora. Los virus pueden resultar incapaces de adherirse a las células hospedadoras y, por tanto, no pueden inyectar en ella sus ácidos nucleicos; de esa manera se impide su programa normal de invasión y captura del aparato genético del hospedero. Asimismo, las bacterias o los virus también pueden aglutinarse formando complejos antígeno-anticuerpo.

En compañía de los doce o más tipos de complemento presentes en el plasma, el anticuerpo puede cooperar para la lisis directa (rotura) de la célula. El complemento actúa como amilasa (enzima digestora de almidón) al combinarse con un complejo antígeno-anticuerpo adherido a dicha célula. La formación de un conducto en la célula bacteriana es suficiente para producir distensión osmótica hasta el punto en que dicha célula revienta.

Por último, los anticuerpos pueden intervenir en las reacciones de inflamación.

18.7 Las heridas infectadas producen un líquido espeso y amarillento denominado **pus**. ¿Cuáles supone el lector que sean los principales constituyentes del pus?

Al desgarrarse la piel, los fagocitos son atraídos al sitio para que engloben a las bacterias que penetra-

ron en la herida. Conforme esos fagocitos van absorbiendo las toxinas bacterianas, mueren en grandes cantidades produciendo así el pus.

18.8 ¿Cuál es la importancia de la unión de receptores en los linfocitos B indiferenciados ("inocentes") y los linfocitos T indiferenciados?

Los receptores de los linfocitos son de dos tipos y, sin embargo, sus respuestas son muy parecidas. Los receptores de los linfocitos indiferenciados son anticuerpos, probablemente idénticos a los anticuerpos libres que las células plasmáticas derivadas de esa célula indiferenciada sintetizaran en cantidades prodigiosas. Los receptores del linfocito T indiferenciado no son anticuerpos como tales, sino proteínas de índole similar. Ambos tipos de receptores, tanto los presentes en los linfocitos B como los presentes en los T, deben unirse a dos antígenos. En los receptores B los dos antígenos son idénticos, pero en el caso de los receptores T, que son de dos tipos diferentes, los dos antígenos son distintos.

Cuando se adhiere a los receptores un número apreciable de esas moléculas antigénicas, los receptores se unen entre sí pues cada antígeno puede presentar más de un determinante antigénico que encaje en la hendidura receptora. Entonces, la unión de un par de receptores depende de que un antígeno se adhiera simultáneamente a ambos. Según parece, la unión de receptores es el estímulo que incita la proliferación de los linfocitos B y T. Puesto que sólo puede haber esa unión en presencia de cantidades exageradas del antígeno, se trata de una señal de proliferación celular que no ocurrirá en forma casual.

Los determinantes antigénicos aislados a los que se da el nombre de **haptenos** no pueden iniciar por sí mismos esa proliferación, ya que sólo se adhieren a una hendidura del anticuerpo y, por tanto, no pueden producir la unión de receptores. Con todo, sí pueden estimular la continuación de una reacción inmune cuya causa fue un antígeno intacto. En las células plasmáticas, el fenómeno de unión de receptores promueve la formación de anticuerpos libres, los cuales son liberados en la circulación general o en el sistema linfático según la ubicación de la célula.

18.9 Los experimentos con renacuajos han demostrado que si en cierta etapa del desarrollo se extirpa un órgano y éste es trasplantado a otro animal, dicho órgano será rechazado al reintroducirlo posteriormente en el animal original. Si sólo se trasplanta y reintroduce posteriormente la mitad del órgano, éste no será rechazado. ¿Qué sugieren estos resultados?

El hecho de que el órgano sea rechazado sugiere que en su ausencia, ocurrió en el cuerpo del donador en desarrollo un proceso de identificación de lo "propio", durante el cual todas las células del cuerpo

fueron identificadas como "amistosas"; el órgano trasplantado, que estuvo ausente durante ese periodo de "etiquetado", ahora se considera "ajeno". La otra explicación alternativa —es decir, que de alguna manera el órgano se volvió "ajeno" durante su estancia en el cuerpo del receptor— puede descartarse ante el hecho de que si se conserva una parte del órgano en el donador, la mitad reintroducida no será considerada ajena, lo cual implica que no sufrió transformación alguna.

A pesar de que aún se desconoce el mecanismo que permite a los linfocitos identificar a su propio organismo, algunas pruebas sugieren que en ese fenómeno intervienen las células T supresoras.

En algunos casos raros, el cuerpo pierde su sentido de autoidentificación y el sistema inmune empieza a dirigir el fuego de sus baterías de anticuerpos contra las células del propio individuo. Este fenómeno es la causa de las enfermedades **autoinmunes**. En la artritis reumatoide, una infección bacteriana puede provocar la formación continua de anticuerpos contra el tejido linfoide de las articulaciones. El **lupus eritematoso** es una enfermedad autoinmune generalizada del tejido conectivo.

- 18.10** Existen dos sistemas independientes de MHC. En la superficie de todas las células, *excepto* en las del sistema inmune, hay moléculas clase I de una configuración específica. Se trata de un tipo de identificación distintivo que representa a una variedad de antígenos codificados por un sistema de control genético muy flexible. Todas las células de un organismo cualquiera poseen un conjunto similar de esas proteínas superficiales. Dichas proteínas son los principales códigos de lo "propio". Sólo las células que se vuelven cancerosas adquieren un conjunto de antígenos diferente, lo cual las identifica como disidentes; en tales circunstancias, son atacadas por segmentos del sistema inmune como los linfocitos T. Los antígenos clase II del MHC sólo se observan en las células del sistema inmune. ¿Por qué existirá esa dicotomía?

Al parecer, los antígenos clase II funcionan como componentes de un intrincado sistema de comunicación que permite una estrecha interacción de los linfocitos B, los tres tipos de linfocito T, las células cebadas y las distintas clases de macrófagos. En un sistema en el que existen estimulación —por ejemplo la activación de los linfocitos B por las células T auxiliares— y modulación —como en la inhibición de la respuesta inmune por las células T supresoras— es necesaria la presencia de un sistema íntimo, rápido e independiente para garantizar una respuesta adecuada dentro del sistema inmune.

- 18.11** Un mecanismo a través del cual el retrovirus HIV puede inducir el SIDA es la destrucción del sitio de identificación de las células T auxiliares. ¿Por

qué son tan devastadores los efectos de este fenómeno?

Según parece, las células T auxiliares pierden su capacidad para identificar a otros linfocitos B y T, de modo que ya no pueden activarlos. Por consiguiente, las respuestas inmunes humoral y celular disminuyen y el cuerpo se torna vulnerable a las infecciones.

- 18.12** Suponga que una mujer con sangre tipo O de manda a un varón con tipo sanguíneo AB como presunto padre del hijo de ella. Si el pequeño también tiene sangre tipo O, ¿es posible que el hombre en cuestión lo haya engendrado?

La respuesta es no. Son tres los alelos que controlan el antígeno del tipo sanguíneo presente en la superficie de los eritrocitos. Los anticuerpos del plasma dependen de los antígenos del eritrocito. Los alelos I^A e I^B producen, respectivamente, los antígenos A y B de los glóbulos rojos. El alelo i es recesivo y no produce antígeno alguno. Como se aprecia en el cuadro 18.1, el tipo A puede ser resultado de dos genotipos: $I^A I^A$ o $I^A i$. El tipo B es generado por $I^B I^B$ o $I^B i$. El genotipo $I^A I^B$ produce el tipo codominante (incompletamente dominante) AB, mientras que el genotipo ii tiene como resultado el tipo O. Los individuos con sangre tipo O son donadores universales porque no tienen antígenos que puedan ser aglutinados, mientras que los de sangre tipo AB son receptores universales por carecer de anticuerpos que reaccionen con los antígenos exóticos.

El padre en cuestión es tipo AB, de modo que sólo puede producir gametos con los alelos I^A o I^B . Estos alelos, al combinarse con los gametos con el alelo i de la madre, sólo pueden producir descendientes tipo A o tipo B, ya que ambos gametos tienen que ser portadores del alelo i para que se observe el fenotipo O en el hijo.

- 18.13** Se decidió que Charles Chaplin sí era el padre del hijo tipo B de Joan Barry. Barry era tipo A y Chaplin tipo O. ¿El veredicto fue correcto? ¿Cuál era el genotipo de Barry? ¿Cuál era el genotipo del pequeño?

Puesto que Barry era tipo A no había la posibilidad de que produjera el gameto I^B necesario para transmitir el tipo B al niño. Por tanto, debió ser el padre el que aportara ese alelo, lo cual era imposible para Chaplin, quien al ser tipo O sólo podía producir gametos con el alelo i . Por consiguiente, Chaplin no pudo ser el padre.

Barry, al ser tipo A, podía tener genotipo $I^A I^A$ o $I^A i$; no obstante, si hubiera tenido el primer genotipo sólo hubiera podido transmitir a su hijo tipo B un gameto I^A y, dado que el verdadero padre aportó un gameto I^B el pequeño hubiera sido tipo AB. Por tanto, el genotipo de Barry debió ser $I^A i$ mientras que el del pequeño debió ser $I^B i$.

Problemas complementarios

- 18.14** ¿Por qué los alelos I^A e I^B son ejemplos de codominancia?
- 18.15** La reacción del antígeno con el anticuerpo se parece mucho a la unión de una enzima y a) una vitamina, b) un ribosoma. c) el sustrato, d) un metal, e) una hormona.
- 18.16** Las cuatro cadenas de un anticuerpo se mantienen unidas por medio de puentes de disulfuro. a) Verdadero b) Falso
- 18.17** Los reordenamientos de los exones permiten explicar una proporción significativa de la diversidad de las cadenas pesadas y ligeras. a) Verdadero, b) Falso.
- 18.18** La inmunidad celular se basa exclusivamente en los linfocitos B. a) Verdadero, b) Falso.
- 18.19** Las reacciones alérgicas son respuestas exageradas del sistema inmune que se manifiestan principalmente con la liberación de histamina de las células cebadas. a) Verdadero, b) Falso.
- 18.20** La inmunidad activa consiste en estimular al cuerpo para que produzca grandes cantidades de anticuerpos. a) Verdadero, b) Falso.
- 18.21** La inmunidad pasiva consiste en aplicar una inyección de células T supresoras al individuo que se desea inmunizar. a) Verdadero, b) Falso.
- 18.22** Los hibridomas producen anticuerpos puros en gran abundancia. a) Verdadero, b) Falso.

Respuestas

- | | | | | | | | |
|-------|--|-------|----|-------|----|-------|----|
| 18.14 | Porque ambos se expresan fenotípicamente cuando están presentes en el genotipo | | | | | | |
| 18.15 | c) | 18.17 | a) | 18.19 | a) | 18.21 | b) |
| 18.16 | a) | 18.18 | b) | 18.20 | a) | 18.22 | a) |

Intercambio gaseoso

Ya se estudió el proceso de **respiración**, el cual les sirve a los organismos para oxidar metabolitos en presencia de oxígeno y obtener la energía contenida en los enlaces de esas sustancias. La respiración no sólo produce energía sino también los productos secundarios dióxido de carbono y agua. (Del mismo modo, en los procesos de glucólisis y fermentación se degradan metabolitos para obtener energía, con formación de productos secundarios.) Obviamente, el organismo necesita un mecanismo de **intercambio gaseoso** que le permita enviar oxígeno a sus células y extraer de ellas el dióxido de carbono. Por desgracia, este proceso también se llama *respiración*. Con el propósito de establecer la diferencia entre esas dos formas de respiración, en lo sucesivo llamaremos **respiración interna o celular** al proceso oxidativo y **respiración externa u orgánsmica** al proceso de intercambio gaseoso. En el presente capítulo nos concentraremos en el segundo tipo.

19.1 MECANISMOS DE RESPIRACIÓN EXTERNA

En los organismos unicelulares y pluricelulares pequeños, el intercambio gaseoso se efectúa fácilmente a través de las membranas celulares. Puesto que los gases se disuelven en los líquidos, es imperativo disponer de membranas húmedas para la entrada y salida de gases de las células y los organismos. Aparte de sus otros efectos dañinos, la **deseccación** (deshidratación) inhibe el movimiento de gases.

Los organismos unicelulares dependen por completo de la difusión para el desplazamiento y el intercambio de gases asociados con la respiración interna. El oxígeno atraviesa la membrana celular para entrar en el medio de difusión. Los gases generados por la respiración interna se difunden a través del citoplasma y salen atravesando la membrana plasmática. El paso de O_2 y CO_2 en sentidos opuestos a través de la membrana depende de la presión parcial de los gases en el medio externo. Es decir, una presión parcial baja de O_2 en la atmósfera o en el líquido que rodean al organismo disminuye la tasa de

difusión de ese gas a través de la membrana celular hacia la célula.

En el caso de células individuales y de organismos pluricelulares planos, la difusión es un mecanismo adecuado para satisfacer las necesidades de absorción y expulsión de gases. Puesto que la distancia respecto al medio externo es el factor que limita la eficiencia de intercambio de gases, el **grosor** —y por tanto el **volumen**—, mas no el área, son los parámetros de importancia.

La capacidad de los organismos unicelulares para intercambiar gases se vuelve cada vez más difícil al aumentar sus dimensiones. Esto se debe a que la superficie celular (donde ocurre el intercambio gaseoso) sólo aumenta en razón del cuadrado del radio de la célula, mientras que su volumen (y por tanto, su actividad metabólica total) incrementa en razón del cubo del radio. El tiempo de difusión hacia la superficie celular o a partir de ella también aumenta con el volumen. Entonces, las restricciones físicas impuestas al intercambio gaseoso por la difusión sencilla señalan los límites dimensionales superiores de la célula.

Asimismo, conforme aumenta la complejidad de los organismos pluricelulares, las células internas quedan cada vez más lejos de la capa celular donde ocurre el intercambio gaseoso con el medio, lo que dificulta cada vez más la posibilidad de que éstas obtengan y eliminen gases por difusión sencilla. En cuanto se rebasa cierto grado de complejidad se vuelve indispensable contar con mecanismos que complementen la difusión.

Casi todos los invertebrados tienen una actividad metabólica inferior a la de vertebrados homeotermos como las aves y los mamíferos. Esto reduce la necesidad de un intercambio gaseoso exageradamente rápido, mas no elimina el requisito de contar con mecanismos que complementen la difusión simple. A fin de satisfacer esa necesidad, han surgido evolutivamente varios tipos de sistemas circulatorios. La difusión sigue siendo el mecanismo básico de ingreso inicial de oxígeno al organismo; pero una vez que ese gas vital pasa a través de la superficie, la sangre lo transporta en forma masiva hacia todas las partes del organismo. En la mayor parte de los casos, pigmentos respiratorios especiales como la hemoglobina o la hemocianina (Cap. 17) ayudan a la sangre a

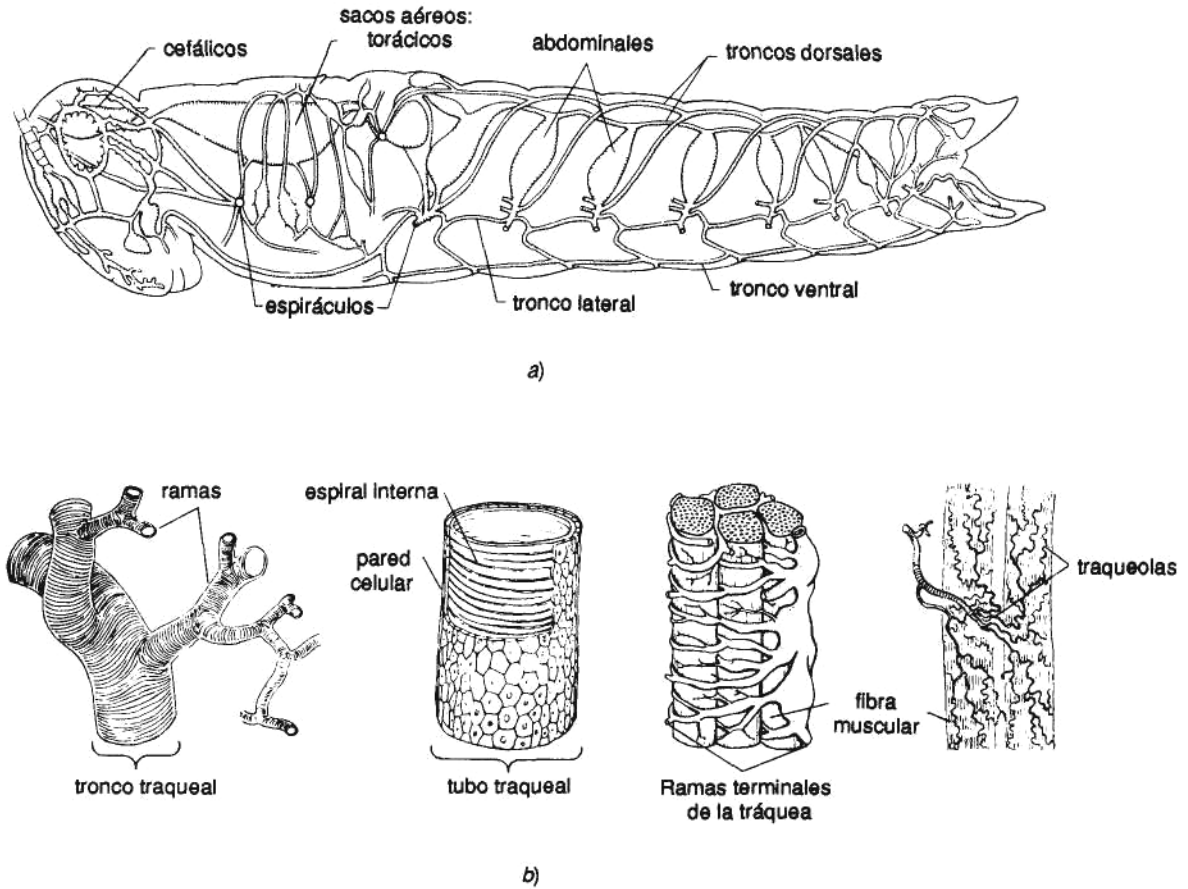


Fig. 19.1 a) Aparato respiratorio y b) tráquea de los insectos. [Tomado de Storer y cois.; a) según Albrecht, b) según Snodgrass.]

transportar el oxígeno. La sangre también transporta CO_2 y H_2O desde los tejidos respiratorios hacia la superficie, donde ocurre la difusión de esos productos hacia el medio externo. Estos sistemas circulatorios de disseminación de gases existen en casi todos los animales desde el nivel de los anélidos (gusanos segmentados; por ejemplo, la lombriz de tierra) hacia arriba.

Una segunda adaptación para introducir aire con mayor rapidez es el **sistema traqueal** (Fig. 19.1) característico de muchos insectos y arácnidos (arañas). Se trata de un sistema de tubos que se ramifican por todo el cuerpo del organismo y que llevan aire a las células individuales. Es un sistema análogo al de los estomas y los espacios aéreos de las hojas de las plantas. Los tubos de mayor calibre se denominan tráqueas y provienen de orificios superficiales del cuerpo llamados espiráculos. Esos espiráculos, al igual que los estomas de las hojas, se abren o cierran mediante la acción de válvulas. Las

tráqueas mantienen su forma tubular abierta gracias a que las sostienen unos anillos de **quitina**, el resistente polisacárido nitrogenado que también se encuentra en las paredes celulares de los hongos. En realidad, este sistema traqueal suple al mecanismo de distribución sanguínea de los gases a partir de un órgano respiratorio y hacia él.

En casi todos los animales acuáticos, el órgano respiratorio consta de una serie de láminas de tejido llamadas **branquias**. Dichas branquias, en las que abundan los vasos sanguíneos dedicados al vital intercambio de gases, pueden ser desde prolongaciones relativamente sencillas de la superficie epitelial, como las del gusano marino *Nereis*, hasta las intrincadas unidades repetitivas cubiertas por complejas estructuras protectoras que se observa en los peces óseos (teleosteos). En la mayoría de los peces óseos el agua entra por la cavidad bucal y es expulsada con fuerza a través de cinco juegos de

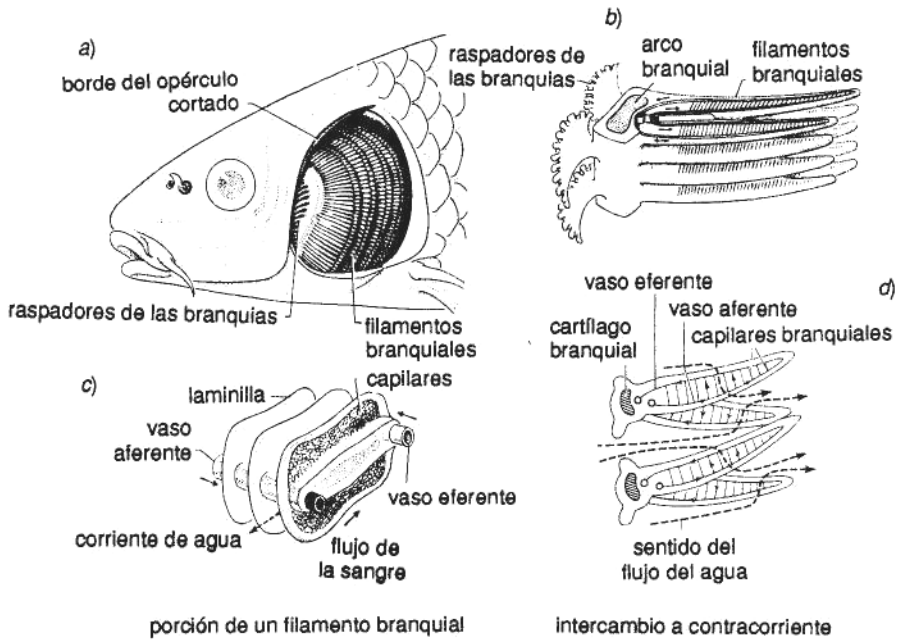


Fig. 19.2 Branquias de un teleosteo. En a), las líneas punteadas señalan el sentido del flujo de agua y las líneas continuas, el de la sangre. {Tomado de Storey cols., en parte según Goldschmidt.}

arcos branquiales cartilaginosos situados en ambos lados de la cabeza, generalmente justo por detrás del ojo. Las branquias (**Fig. 19.2**) constan de **filamentos** plumosos unidos a unas varillas de soporte que surgen de cada arco branquial. A su vez, esos filamentos incrementan su área superficial mediante la formación de **laminillas**, unas proyecciones laterales que surgen de ellos. En muchos invertebrados, las branquias son estructuras desnudas que parten de los lados de la cabeza o bien están cubiertas por un exoesqueleto, como en los crustáceos.

En algunas formas las branquias están dentro de la faringe (garganta). En todos los peces óseos las branquias están cubiertas por un escudo protector llamado **opérculo**.

Las branquias del **anfioxo**, organismo estrechamente emparentado con los vertebrados, están dispuestas en forma de canasta. Esa canasta branquial no sólo sirve como órgano respiratorio sino también realiza otra función, quizá más importante, como filtro para extraer de la corriente de agua diminutas partículas alimenticias.

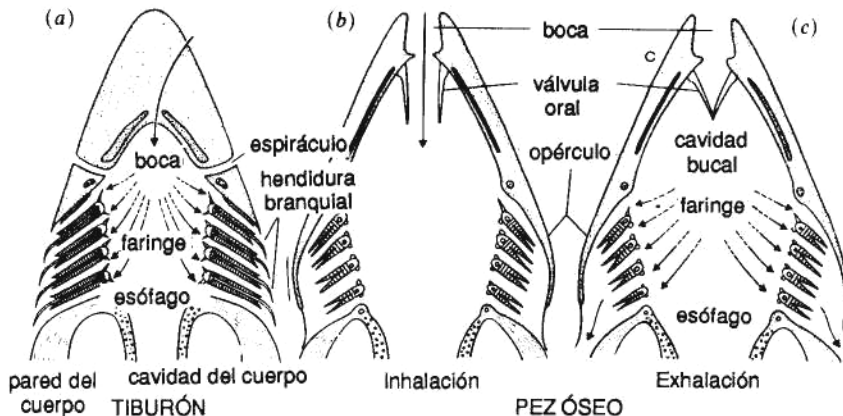


Fig. 19.3 Movimientos respiratorios de los peces. (Tomado de Storey cols., según Boas.)

Esta función alimenticia de la canasta branquial es compartida por todos los **tunicados**, otro grupo de animales no vertebrados del phylum Chordata. Muchos biólogos opinan que las branquias surgieron originalmente como estructuras filtradoras y que fue más adelante cuando adquirieron funciones respiratorias.

Para mantener una capa de agua siempre fresca en contacto con las branquias, los peces primitivos nadan con rapidez. Este recambio del agua en contacto con las branquias es necesario porque el oxígeno que se disuelve en el agua es muy escaso. Algunos peces se asfixian si son inmovilizados.

Casi todos los peces óseos realizan complicados movimientos respiratorios para forzar activamente el paso de agua a través del aparato branquial. Tales movimientos implican un complejo sistema de válvulas, modificaciones dimensionales de la cavidad bucal y apertura y cierre del opérculo (Fig. 19.3).

En esencia, las branquias y los pulmones son evaginaciones o prolongaciones tisulares que incrementan la superficie respiratoria. Muchos peces **tragan** (degluten bruscamente) aire y absorben directamente el oxígeno gaseoso a través del tejido densamente vascularizado de la cavidad oral. Es muy probable que un ancestro pisciforme de los anfibios, reptiles, aves y mamíferos actuales haya adquirido evolutivamente un saco especial en la región faríngea (garganta) para retener el precioso aire.

Con el tiempo, esa estructura debió convertirse en el ramificado aparato pulmonar de los vertebrados avanzados.

El pez pulmonado es un representante primitivo de un grupo de peces que adquirió pulmones a pesar de que dependía principalmente de sus branquias para el intercambio respiratorio. Los peces pulmonados viven en aguas estancadas de las regiones cálidas o en arroyos que se secan durante breves periodos. Sus pulmones, formados como evaginaciones ventrales del aparato digestivo, les sirven como un mecanismo complementario para obtener oxígeno durante los períodos difíciles. Por otra parte, los peces pulmonados pueden entrar en **estivación**, fenómeno parecido a la hibernación pero que ocurre cuando se presentan condiciones de aridez extrema. Estos animales construyen un capullo de lodo en torno a sí y duermen profundamente mientras pasa el período de sequía.

En muchos peces óseos, además de las branquias existe un pulmón, aunque éste no tiene funciones respiratorias. Más bien se trata de un mecanismo hidrostático que permite al pez mantenerse a determinada profundidad en el agua. Dada su función, esa estructura se denomina **vejiga natatoria**. Si el pez desea ascender introduce aire en la vejiga natatoria (a través del torrente sanguíneo); por el contrario, para descender expulsa un poco de aire.

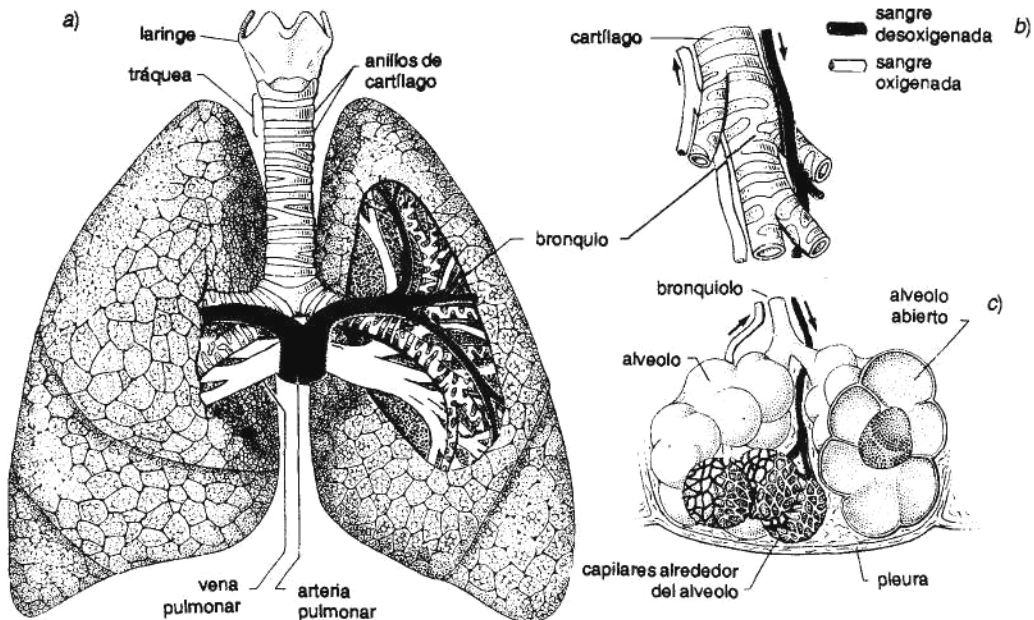


Fig. 19.4 Aparato respiratorio humano. Los vasos dibujados en negro transportan sangre desoxigenada. (Tomado de Storer y cois.)

Los pulmones de los vertebrados representan una de las adaptaciones evolutivas más importantes para la vida en el medio terrestre. Gracias a la internalización de la superficie respiratoria húmeda dedicada al intercambio gaseoso con el aire circundante (**ambiente**), los organismos pulmonados pudieron modificar su piel con otros fines. El mejor ejemplo de transición de la respiración branquial a la respiración pulmonar son los **anfibios**, la clase de vertebrados cuyo nombre (de *amphi*, "ambos" y *tíos*, "vida") indica que tienen dos formas de vida. Casi todos los anfibios inician su vida como **larvas** pisciformes branquiadas. Luego sufren una serie de cambios radicales denominados colectivamente **metamorfosis** y cuyo resultado es la formación de un adulto pulmonado. La transición entre el renacuajo larvario y la rana adulta es todo un proceso **filogenético** (relativo al transcurso de la evolución) resumido en el desarrollo de un solo individuo.

19.2 RESPIRACIÓN EN LOS MAMÍFEROS

Un ejemplo del aparato respiratorio de los mamíferos es el del ser humano (Fig. 19.4). Los mamíferos son colonizadores muy eficientes del medio terrestre y su aparato respiratorio refleja ese éxito (sin embargo, el aparato respiratorio de las aves es aun más eficiente; véase el Prob. 19.10). El aire ingresa en el árbol respiratorio a través de la nariz o la boca, aunque el aire se tibia y filtra mejor cuando es inhalado a través de los conductos más largos de la nariz. Las vías nasales desembocan en la faringe nasal y están separados de la boca por un tabique llamado **paladar**. Este último se denomina **paladar óseo** en la región anterior inmediatamente por detrás de los dientes y **velo del paladar** conforme se vuelve cada vez menos rígido en la región posterior.

El aire que entra (**inhalado**), sea a través de la boca o la nariz, pasa a través de la faringe y luego ingresa en la **tráquea**, un tubo rígido situado frente al esófago. El orificio de la tráquea (glotis) está ocluido por una válvula tipo solapa llamada **epiglotis**. La **laringe** o aparato vocal se encuentra en el origen de la tráquea. Esta última se bifurca dando origen a un **bronquio** derecho y otro izquierdo. Cada uno de esos bronquios se subdivide en muchos **bronquiolos**, los cuales constituyen las pequeñas ramificaciones del árbol respiratorio. La **bronquitis** es una inflamación de estos tubos ramificados.

Cada bronquiolo termina en un racimo ciego de diminutos sacos aéreos llamados **alvéolos**, los cuales están dotados de abundantes capilares. Los principales fenómenos de la respiración externa ocurren precisamente a través de la membrana alveolar. Los capilares que rodean a los alvéolos conducen hacia ellos la sangre desoxigenada y saturada con dióxido de carbono proveniente de las arterias pulmonares. Por otra parte, después de la inhalación los alvéolos contienen una alta

presión parcial de oxígeno (pO_2) y una baja presión parcial de dióxido de carbono (pCO_2). Los gradientes de presión así formados conducen a una rápida difusión de esos dos gases a través de las paredes capilares y alveolares: el oxígeno entra en los capilares y es transportado hacia los tejidos; el dióxido de carbono entra en los pulmones y es expulsado al exhalar.

EJEMPLO 1 El aire inhalado contiene 20.96% de oxígeno y una tensión aproximada de 160 mm de mercurio (Hg). El aire exhalado contiene 15.8% de oxígeno y una tensión relativamente apredable de 120 mm de Hg. Desde luego, esto significa que los pulmones extraen alrededor de 25% del oxígeno presente en el aire inhalado. La cantidad aproximada de dióxido de carbono presente en el aire inhalado es de 0.03 a 0.05%, pero se eleva a 4% en el aire exhalado. Por tanto, la tensión de CO_2 en el aire exhalado es unas 100 veces mayor que la del aire inhalado.

La superficie respiratoria generada por el sistema alveolar de los mamíferos es mucho mayor que la superficie resultante de las estructuras básicamente lisas de los pulmones de los anfibios. En los reptiles, cuya piel ya no es importante como superficie respiratoria, también se observa un pulmón poroso y esponjoso muy parecido al de los mamíferos.

El pulmón de los mamíferos tiene un papel fundamentalmente pasivo en cuanto a los movimientos respiratorios: **inhalación** y **exhalación**. La cavidad pulmonar se expande y contrae en forma alternada mediante las contracciones del diafragma y de los músculos intercostales. El incremento volumétrico de la cavidad introduce aire en los pulmones. Al relajarse los músculos, la reducción de ese volumen empuja el aire hacia afuera. El **diafragma** constituye la base de la cavidad pulmonar (pleural) piramidal y es una estructura que sólo se observa en los mamíferos. Los **intercostales** son músculos situados entre las costillas y cuya contracción eleva y mueve toda la caja torácica hacia arriba y hacia afuera.

La inhalación empieza cuando el **nervio frénico** estimula al diafragma; la estimulación se debe principalmente al incremento de la concentración de CO_2 en la sangre. Los intercostales son estimulados junto con el diafragma y el aumento concomitante del volumen de la cavidad pleural reduce la presión dentro de ésta, generando así una fuerza de succión. El aire entra pasivamente en los pulmones debido a esa fuerza. Puesto que la única entrada a la cavidad torácica es la tráquea, el aire debe entrar en los pulmones en cuanto desciende la presión dentro de la cavidad pleural.

Después de la inhalación, las concentraciones de CO_2 en la sangre se reducen y disminuye la estimulación frénica del diafragma y de los músculos intercostales. El diafragma se relaja y el incremento de su diámetro hace que éste se combe hacia la cavidad torácica. También se

relajan los intercostales debido a la menor excitación de sus troncos nerviosos estimulantes y a su respuesta sencilla a la gravedad. Como resultado, el volumen total de la cavidad pulmonar disminuye considerablemente y la presión intratorácica aumenta en forma marcada. Esto expulsa el aire hacia afuera y así se produce la exhalación. El tejido conectivo elástico amarillo es muy prominente como tejido de sostén de los pulmones. Conforme los pulmones se estiran durante la inhalación, el tejido elástico amarillo también se estira. Su tendencia al rebote elástico y a recuperar su estado de reposo también ayudan a iniciar la exhalación.

Durante la respiración externa ordinaria, que ocurre en forma automática y sin participación voluntaria, entra y sale de los pulmones de los adultos un volumen aproximado de 500 mL de aire en cada ciclo ventilatorio. Ese volumen se denomina **aire de ventilación**. Cualquier cantidad adicional de aire respecto al de ventilación y que puede ser inhalada voluntariamente se llama **reserva inhalatoria**. Su volumen aproximado es de 3 L. Después de la exhalación normal es posible forzar la salida de alrededor de 1 L más de aire: la **reserva exhalatoria**. Estas capacidades combinadas, que se miden como la máxima exhalación después de la máxima inhalación, se conocen como **capacidad vital** y generalmente van de 4.5 a 5 L. Incluso después de la exhalación máxima, queda en los pulmones más de 1 L de **aire residual**. Ese volumen mantiene el intercambio de gases entre la sangre y el aire alveolar entre uno y otro ciclo ventilatorio.

19.3 REGULACIÓN DE LA RESPIRACIÓN EXTERNA

Aunque es posible ejercer cierto control voluntario sobre la respiración externa, lo cual se logra mediante señales enviadas por la corteza cerebral, ese proceso es en esencia una respuesta involuntaria a estímulos neurales y químicos.

Los **centros inhalatorios** y **centros exhalatorios** bilaterales localizados en el bulbo raquídeo y el puente de Varolio se comunican con los músculos y los sensores respiratorios mediante diversos nervios craneales, incluso el frénico y el vago. Durante los estados de reposo, la respiración es controlada principalmente por los centros inhalatorios, de modo que la exhalación es una respuesta pasiva en su mayor parte. Dichos centros envían a través del nervio frénico una corriente de impulsos excitatorios hacia el diafragma y los músculos del tórax, que se contraen y provocan la inhalación. Después de un par de segundos, el centro deja de enviar señales y los músculos se relajan, dando por resultado la exhalación.

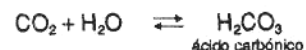
Durante los periodos de mayor actividad, cuando la respiración externa se vuelve más rápida y profunda, los centros exhalatorios entran en acción de las siguientes maneras: 1) enviando una corriente periódica de

impulsos inhibitorios a los centros inhalatorios de modo que se suspende la inhalación y 2) enviando impulsos estimulantes a los músculos del tórax y el abdomen para ocasionar una exhalación más profunda que la resultante del simple relajamiento del diafragma y otros músculos inhalatorios. Los centros exhalatorios son estimulados por los receptores de estiramiento localizados sobre todo en los bronquios y bronquiolos. Cuando los pulmones se expanden más allá de cierto límite, esos receptores emiten impulsos a través del nervio vago hacia los centros exhalatorios, que a su vez inhiben a los centros inhalatorios. Esto se conoce como **reflejo de Hering-Bruer**. El **centro neumotáxico**, ubicado en el puente de Varolio, también puede efectuar la inhibición de los centros inhalatorios.

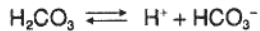
Aunque la respiración externa depende en efecto de impulsos neurales, el equilibrio químico de la sangre y del líquido cefalorraquídeo determina la cadencia de la estimulación neuronal. Los sensores localizados en la arteria carótida y en el arco aórtico detectan los cambios de pH y las concentraciones de CO₂ y O₂ de la sangre; los sensores del ventrículo del bulbo raquídeo detectan los cambios de pH en el líquido cefalorraquídeo. Cualquier incremento del CO₂ o descenso del pH o del O₂ hace que dichos sensores se disparen cada vez con mayor frecuencia, estimulando a los centros respiratorios para que aumenten la profundidad y el ritmo de las respiraciones. La respiración más profunda y frecuente permite eliminar más CO₂, lo que origina la elevación del pH y la entrada de más O₂ (véase la siguiente sección). Esos cambios hacen que los sensores se disparen con menor frecuencia, de modo que la respiración se vuelve más lenta. Un dato interesante: las concentraciones de CO₂ tienen mayor influencia en la tasa respiratoria que las de O₂. De hecho, es probable que el incremento de la concentración de iones H⁺ (disminución del pH) debido a la elevación de los niveles de CO₂ sea lo que provoca los cambios respiratorios.

19.4 INTERCAMBIO DE O₂ Y CO₂ EN LA SANGRE

El CO₂ que entra en la sangre a partir de los tejidos metabólicamente activos tiene varios destinos. Alrededor de un 10% se disuelve en el plasma (el CO₂ es unas 30 veces más soluble en agua que el O₂). El resto entra en los glóbulos rojos. Una parte se asocia en forma laxa con los grupos amino de los aminoácidos de la hemoglobina (Hb), formando así la **carbaminohemoglobina** (HbNHCOOH). El resto del CO₂ de los glóbulos rojos se combina con agua para formar ácido carbónico:



Este ácido se disocia poco después para formar el ion bicarbonato:



Aunque estas reacciones también ocurren en el plasma, la formación de ácido carbónico en los glóbulos rojos es acelerada considerablemente por la enzima **anhidrasa carbónica**. Como se verá enseguida, es muy importante que esta reacción facilitada por la anhidrasa carbónica ocurra a gran velocidad en ambos sentidos, según las concentraciones de CO_2 . El HCO_3^- se difunde hacia el plasma; a fin de mantener el equilibrio iónico, un número equivalente de iones O^- (**corrimiento de cloruros**) ingresa en el eritrocito.

Cuando la sangre llega a los pulmones encuentra en los alvéolos una baja concentración de CO_2 . Como resultado, la carbaminohemoglobina se disocia a CO_2 y hemoglobina y el primero se difunde hacia los pulmones, de donde es expulsado. Conforme desciende la concentración de CO_2 en la sangre, el H_2CO_3 se convierte otra vez en CO_2 y H_2O . Ese CO_2 también se difunde hacia los pulmones para ser exhalado. El abatimiento de la concentración de H_2CO_3 hace que vuelvan a recombinarse el H^+ y el HCO_3^- , formando así más H_2CO_3 . Al final de esta cadena, los niveles cada vez menores de HCO_3^- dentro del

glóbulo rojo hacen que el bicarbonato del plasma se difunda otra vez hacia esa célula y que las reacciones anteriores ocurran a la inversa. El resultado neto de esas inversiones es que en los pulmones la mayor parte del CO_2 que estaba fijo, como carbaminohemoglobina o como bicarbonato que se difundió hacia el plasma, vuelve a convertirse en CO_2 libre y se difunde hacia los pulmones para ser eliminado.

En el capítulo 17 se estudió el efecto de Bohr, es decir, la disminución de la afinidad de la hemoglobina por el O_2 en presencia de altas concentraciones de CO_2 (pH bajo). Ese efecto facilita la liberación de O_2 hacia los tejidos metabólicamente activos y que, por consiguiente, tienen poco O_2 y altas concentraciones de CO_2 .

En los pulmones oxigenados, donde es necesario absorber O_2 en vez de liberarlo, la hemoglobina hace gala de otra invaluable propiedad: la **cooperatividad**. Cuando una molécula de O_2 forma su enlace no covalente con uno de los cuatro grupos heme, altera la forma de éste de tal manera que aumenta la afinidad de los otros hemes por el O_2 , quizá mediante la transmisión de cambios conformacionales. La fijación de cada nueva molécula de O_2 incrementa un poco más la afinidad de los hemes restantes por ese gas. Esta cooperatividad permite una rápida absorción del O_2 en los pulmones.

Problemas resueltos

- 19.1** Diga cuáles son las diferencias entre la respiración interna (celular) y la externa (organísmica).

La respiración interna es en esencia un proceso químico mediante el cual se degradan moléculas para capturar su energía; la respiración externa es básicamente un proceso **físico** de intercambio gaseoso, durante el cual se procesan las materias primas y los productos secundarios de la respiración interna.

- 19.2** ¿Cuál es la ventaja de un patrón respiratorio en el que se usa oxígeno a diferencia de uno en el que sólo hay glucólisis y fermentación?

Aunque este tema se estudió en el capítulo 4, viene al caso repasarlo aquí. El uso de oxígeno como aceptor final de electrones significa que se aprovecha al máximo la energía almacenada en el combustible orgánico degradado por la célula. En la glucólisis o la fermentación sólo se libera parte de la energía de las moléculas combustibles para producir ATP. El rendimiento de energía de la glucólisis es superado unas 19 veces por los procesos oxidativos asociados con el ciclo de Krebs y la cadena terminal de transporte de electrones.

Sólo después del surgimiento de la fotosíntesis y de la formación de una atmósfera rica en oxígeno molecular fue posible el metabolismo aeróbico. Ese metabolismo es indispensable para los organismos terrestres y se ha convertido en una de las principales características de casi todos los seres eucarióticos.

- 19.3** Hace tiempo se acostumbraba que las enfermeras retiraran por las noches todas las plantas de las habitaciones de los enfermos. ¿Cuál cree el lector que sea el motivo de esa práctica?

Todas las plantas y los animales, incluso la mayoría de los organismos unicelulares, consumen oxígeno para oxidar sus metabolitos y despiden CO_2 . A este proceso respiratorio aeróbico básico se superpone la fotosíntesis, que consume CO_2 y produce oxígeno molecular. Cuando ocurre la fotosíntesis, su magnitud suele rebasar la magnitud del proceso respiratorio de la planta, de modo que hay un incremento neto de O_2 y pérdida de CO_2 . Sin embargo, en ausencia de luz, por ejemplo cuando se corren las cortinas en un cuarto de hospital, la fotosíntesis es mínima o nula. Por tanto, las plantas, que en tales

condiciones sólo respiran, compiten con el enfermo por el O_2 presente en la atmósfera.

Es muy poco probable que la cantidad de oxígeno sea tan pequeña que el enfermo corra algún riesgo si comparte ese recurso aeróbico con unas cuantas plantas. Sin embargo, la práctica de sacar las plantas por las noches aún se observa en algunos hospitales.

- 19.4 ¿Por qué es mucho más importante el sistema circulatorio en la respiración externa de la lombriz de tierra que en la de un insecto?

La lombriz de tierra respira a través de la piel, que se mantiene permanentemente húmeda gracias a una secreción mucosa. Una vez que el oxígeno pasó a través de la piel mediante el proceso relativamente lento de la difusión, debe ser transportado a todas partes en el interior de la lombriz. Del mismo modo, el CO_2 y el H_2O deben ser transportados rápidamente por la sangre desde los tejidos donde se producen hasta la piel para de ahí ser expulsados al medio. Aunque la mayor parte de las estructuras de la lombriz de tierra están próximas a la superficie y esta última es relativamente extensa, en ausencia de un sistema de distribución adjunto la tasa de Intercambio gaseoso no sería suficiente para satisfacer las necesidades metabólicas. Por tanto, la lombriz de tierra requiere un sistema circulatorio que le ayude a efectuar los intercambios necesarios.

Por el contrario, el insecto posee un sistema traqueal. Este sistema ramificante de delgados tubos relativamente rígidos, terminados en sacos diminutos adyacentes a los tejidos internos, permite que la atmósfera "llegue" a cada rincón y hendidura del cuerpo del insecto, haciendo innecesario el transporte interno. Puesto que el aire debe difundirse hasta las terminaciones de cada tubo, este tipo de sistema pierde eficacia cuando los insectos alcanzan grandes dimensiones. Sin embargo, el sistema traqueal permitió que los insectos y otros artrópodos, como los ciempiés y las arañas, conquistaran el medio terrestre y proliferaran en él.

- 19.5 Describa el sistema representado en la figura 19.2, el cual permite que los peces bombeen agua activamente entre sus branquias.

En el primer paso, la cavidad bucal se expande y succiona agua de modo semejante a como la expansión de la cavidad pulmonar de los mamíferos succiona aire. El opérculo se cierra simultáneamente para impedir la entrada de agua en sentido inverso a través de las branquias. En la siguiente etapa la cavidad bucal se contrae y al mismo tiempo se cierra la válvula oral, impidiendo que el agua retroceda a través de la boca. En ese momento se abre el opérculo y eso obliga al líquido a salir entre las branquias.

- 19.6 ¿Por qué es importante la ley de Henry en cuanto al transporte de gases?

Como se mencionó en el capítulo 17, la ley de Henry afirma que si la temperatura se mantiene constante, la cantidad de gas disuelto en un líquido es proporcional a la presión parcial del mismo gas en el aire inmediato al líquido. Si esa presión parcial aumenta se disuelve una mayor cantidad de gas; por el contrario, si disminuye, parte del gas disuelto sale de solución. La cantidad de gas disuelto también depende del **coeficiente de solubilidad** de éste, una medida comparativa de la cantidad de gas que puede disolverse respecto a un gas estándar a la misma presión parcial. En un punto dado, la tendencia del gas a salir del líquido es compensada por una tensión atmosférica que obliga al gas a entrar en solución. En general, cualquier incremento en la temperatura disminuye la cantidad de gas que puede estar disuelta en un líquido. Esto explica la formación de burbujas en un vaso de agua fría conforme ésta se va tibiando. Puesto que al tibiarse ya no puede contener las mismas cantidades de gas, los diversos gases que salen de solución forman las burbujas. Obviamente, esta tendencia de los gases en solución a entrar en equilibrio con sus contrapartes atmosféricas es fundamental para el intercambio gaseoso en los pulmones. La sangre cargada de dióxido de carbono proveniente del cuerpo ingresa en un espacio aéreo (los pulmones) donde la presión parcial de dióxido de carbono es muy baja, de modo que este gas abandona la sangre en respuesta a la menor presión. Del mismo modo, la presión parcial de oxígeno en los pulmones, alta en comparación con la de la sangre, hace que el oxígeno entre en solución.

La ley de Henry es complementada por la ley de la presión parcial de Dalton. Ésta afirma que en una mezcla de gases diferentes cada uno de ellos ejerce una presión directamente proporcional a su porcentaje en la mezcla. La presión de cada gas en tales condiciones se denomina **presión parcial**; la presión total de la mezcla es igual a la suma de todas las presiones parciales. A modo de ejemplo, supóngase que la presión del aire en condiciones estándar es de 760 mm de Hg. Si el aire contiene 21 % de O_2 , la presión parcial del oxígeno gaseoso en esa mezcla es 0.21×760 mm de Hg = 160 mm de Hg. La presión parcial del nitrógeno molecular (N_2) es de aproximadamente 593 mm de Hg, de modo que su proporción en el aire es de $(593/760)(100) \approx 78\%$.

- 19.7 En las branquias de los peces, la sangre desoxigenada proveniente de los tejidos fluye a través de los lechos capilares de las laminillas en sentido opuesto al del agua que pasa a través del aparato branquial (Fig. 19.2). ¿Porqué es importante esta disposición a contracorriente y cuáles serían los resultados si la sangre y el agua fluyeran en el mismo sentido?

Esta disposición, que ya se estudió en el capítulo 15, garantiza la máxima eficiencia de intercambio. En el caso de las branquias, lo que nos interesa es la

transferencia del oxígeno. La sangre que llega primero a las branquias tiene las menores concentraciones de O_2 . Dicha sangre encuentra el agua que ya casi termina su recorrido a través de las branquias y que, por tanto, ya perdió buena parte de su oxígeno. Sin embargo, aún queda oxígeno suficiente para que su concentración en el agua sea mayor que en la sangre, de modo que el gas tiende a pasar de la primera a la segunda. Conforme la sangre avanza por el lecho capilar, su grado de oxigenación es cada vez mayor pero va encontrando agua cuya concentración de ese gas también va en aumento, pues no debe olvidarse que el agua está moviéndose en sentido mucho oxígeno \rightarrow poco oxígeno. Por tanto, este gas sigue pasando del agua a la sangre. Cuando la sangre llega al punto de salida, su concentración de O_2 es máxima y equivale aproximadamente a la del agua que está entrando en las branquias. Como puede verse, la sangre pasa del agua a la sangre en todos los niveles de este sistema a contracorriente. Si la sangre y el agua fluyeran en el mismo sentido a través de las branquias, la máxima absorción de oxígeno ocurriría al principio y poco después se llegaría a un punto de equilibrio, equivalente más o menos a la mitad del que se observa en el sistema a contracorriente.

- 19.8** En la inmensa mayoría de los peces actuales, las cavidades nasales son estructuras relativamente superficiales, con forma de saco ciego, cuya principal función es olfatoria. En los peces con aletas lobuladas, la cavidad nasal se prolongó primero hacia la boca mediante la formación de **fosas internas**. De ese modo, el aire podía entrar en la boca y la garganta desde la nariz. Es probable que estos peces, con sus aletas carnosas en posición lateral, fueran los ancestros de los anfibios y de otras formas a partir de las cuales ocurrió la radiación adaptativa de los vertebrados terrestres. ¿Qué ventajas adaptativas pudieron ofrecer las fosas internas?

Quizá en el caso de los peces de aletas lobuladas esa nueva vía no ofreció ventajas funcionales, pero generó la posibilidad de que las formas descendientes de ellos empezaran a respirar por la nariz. Eso dejó libre la boca para otras funciones secundarias y redujo la vulnerabilidad resultante de tener la boca siempre abierta. El perfeccionamiento del paladar en casi todos los mamíferos y las aves y en algunos reptiles permitió a los animales comer sin dejar de respirar. Por otra parte, las vías nasales se volvieron estructuras eficientes para tibar, filtrar y humedecer el aire que pasa directamente de sus conductos laberínticos al punto de inicio de la tráquea.

- 19.9** En opinión del lector, ¿qué adaptación física surgió evolutivamente como resultado de las posiciones relativas de la tráquea y el esófago?

Puesto que el esófago se localiza detrás de la tráquea, el alimento deglutido debe pasar encima de la glotis. Si no existiera la epiglotis para cubrir la glotis, cada vez que se deglutiera alimento habría el peligro de que éste pasara a la tráquea y uno muriera por asfixia.

- 19.10** Las demandas metabólicas de las maniobras de escape han obligado a las aves a adquirir por evolución un aparato respiratorio muy eficiente. Dicho aparato no sólo consta de tráquea, bronquios y pulmones, sino además tiene otras estructuras: los **sacos aéreos**. Estos sacos complementarios se prolongan hacia adelante y hacia atrás e incluso se ramifican hacia los espacios huecos del interior de los huesos. Esto significa que si la tráquea de un ave quedara bloqueada, ésta podría seguir respirando a través de cualquier hueso roto. Además, los huesos huecos de las aves aligeran mucho su esqueleto, lo que facilita el vuelo.

Puesto que carecen de diafragma, las aves inhalan al contraer sus músculos abdominales y costales (es decir, pectorales). Cuando vuelan, el aleteo y los músculos torácicos de vuelo generan un efecto de fuelle. El aire pasa directamente de los bronquios a los sacos aéreos posteriores sin ingresar en absoluto a los pulmones. Al mismo tiempo, el aire que estaba en los pulmones pasa al interior de los sacos aéreos anteriores. Al exhalar, el aire de los sacos aéreos posteriores entra en los pulmones y el aire del interior de los sacos anteriores sale del cuerpo. Los alvéolos no son sacos cerrados que se encuentran en las terminaciones de los bronquiolos. Más bien se trata de tubos diminutos (parabronquios) a través de los cuales se efectúa el máximo intercambio de gases. ¿Por qué es más eficiente este aparato respiratorio que el de los mamíferos?

En el pulmón de los mamíferos el aire entra en un saco ciego. Puesto que el pulmón no puede colapsarse por completo, siempre queda en su interior un poco de aire viciado después de la exhalación. Por el contrario, en el pulmón de las aves, que tiene puntos de entrada y salida diferentes, el flujo de aire es unidireccional y continuo. Esto permite un recambio casi completo del aire de los pulmones en cada ciclo de ventilación. Por tanto, el aire no se estanca en el pulmón. La diferencia entre esos dos aparatos es análoga a la diferencia entre el aparato digestivo bidireccional de la hidra y los aparatos digestivos unidireccionales de los vertebrados. Otra ventaja adicional es que el flujo de la sangre por los parabronquios se efectúa en sentido opuesto al flujo del aire, de modo que también existe un eficaz sistema de contracorriente.

- 19.11 Algunos buceadores se ahogan porque son víctimas de un fenómeno llamado desvanecimiento en aguas poco profundas (blackout). Después de varias inmersiones, entre las cuales las víctimas se hiperventilan mediante inhalaciones y exhalaciones profundas, pierden repentinamente el conocimiento. ¿Cuáles cree el lector que sean las causas fisiológicas de ese fenómeno?

Durante la hiperventilación se expulsa casi todo el dióxido de carbono de los pulmones. Por consiguiente, después de una hiperventilación prolongada las concentraciones de dióxido de carbono en la sangre se abaten considerablemente. Así, aunque quizá los buzos no disponen ya de oxígeno suficiente, no lo advierten porque el dióxido de carbono es el principal estímulo en la demanda de ventilación. Por tanto, la falta de oxígeno en el encéfalo les provoca et desmayo aunque no sienten angustia respiratoria alguna.

- 19.12 Una de las principales características de cierto grupo de mamíferos que comparten un hábitat de terminado es que tienen un mayor volumen de sangre —en ocasiones hasta el doble— que los mamíferos que no viven en ese hábitat particular. Además, presentan vasos sanguíneos correspondientemente más gruesos y su cuenta de glóbulos rojos es inusualmente alta. Por otra parte, poseen mayor concentración de mioglobina, un compuesto con gran afinidad por el oxígeno, semejante a la hemoglobina pero que está en los músculos. En ciertas circunstancias, el ritmo cardíaco de esos animales se vuelve lento y la sangre se desvía de los órganos internos con excepción del corazón y el encéfalo. Por último, los mamíferos de ese hábitat dependen en mayor grado de las vías metabólicas anaeróbicas. ¿Qué clases de animales supone el lector que exhiben estas características y por qué?

Todas estas adaptaciones son respuestas a condiciones de escasez de oxígeno y se observan en casi todos los mamíferos marinos. Puesto que muchos de ellos permanecen largo tiempo bajo la superficie del agua, tales adaptaciones les son indispensables. El mayor volumen de sangre y la abundancia de glóbulos rojos les permiten disponer de una mayor reserva de oxígeno para consumirla durante sus inmersiones; asimismo, la presencia de más mioglobina les ayuda a almacenar una mayor cantidad de oxígeno en sus músculos antes de cada inmersión. Además, al enviar cantidades menores de sangre a los órganos internos, excepto el corazón y el encéfalo (que no toleran bien la privación de oxígeno), se reduce su consumo de oxígeno y eso garantiza que sus músculos dispongan de una cantidad adecuada de

ese gas y permite al animal permanecer sumergido durante más tiempo. La mayor dependencia de las vías anaeróbicas es otra respuesta a las tensiones bajas de oxígeno.

Estas adaptaciones son tan eficientes que muchos mamíferos buceadores exhalan en vez de inhalar antes de sumergirse, lo cual les resta flotabilidad y reduce el riesgo de sufrir mal de descompresión al emerger de las profundidades.

- 19.13 Las tensiones de oxígeno en los alvéolos, la arteria pulmonar y la vena pulmonar son muy diferentes. Dada la dinámica del intercambio gaseoso en los pulmones, relacione cada una de las siguientes presiones parciales con esos tres sitios del aparato respiratorio: 40 mm de Hg, 160 mm de Hg, 100 mm de Hg.

La arteria pulmonar lleva sangre desoxigenada a los pulmones. Por tanto, cabe esperar que tenga la menor tensión de oxígeno de los tres sitios mencionados. La sangre proveniente de la arteria pulmonar que ingresa en los capilares que rodean a los alvéolos tiene, de hecho, una pO_2 cercana a 40 mm de Hg. Tampoco es sorprendente que el aire inhalado presente en los alvéolos, dado que es la fuente del oxígeno usado por el cuerpo, tenga la mayor de esas tres presiones parciales: 160 mm de Hg. Para cuando la sangre que ya pasó a través de los lechos capilares que rodean a los alvéolos entra en la vena pulmonar, su pO_2 se elevó de 40 a 100 mm de Hg, valor que también es la pO_2 promedio del aire en los alveolos.

- 19.14 Cuando se estudió el efecto de Bohr, en el capítulo 17, se destacó que la gráfica de la saturación de oxígeno de la hemoglobina contra la presión parcial del oxígeno tiene forma sigmoide. ¿Qué características de la absorción de oxígeno por la hemoglobina explican la forma sigmoide de la curva?

Esa curva sigmoide representa la cooperatividad que se observa durante la absorción de oxígeno por la hemoglobina. Si no hubiera cooperatividad, el segundo grupo heme de la molécula de hemoglobina tendría la misma afinidad por la molécula de oxígeno que el primero, de modo que la absorción de oxígeno tendería a ser proporcional a la pO_2 . Esto haría que la curva fuera recta. Sin embargo, debido a la cooperatividad, la fijación de la primera molécula de oxígeno aumenta considerablemente la afinidad de la hemoglobina por la segunda molécula de oxígeno y así sucesivamente. Por tanto, la curva se eleva con rapidez después de pasar por el nivel umbral en el que se le une la primera molécula.

Problemas complementarios

- 19.15 ¿Con qué proceso surgido durante la evolución de los seres vivos se relaciona la llamada revolución del oxígeno? a) fotosíntesis. b) glucólisis. c) ciclo de Krebs. d) gluconeogénesis. e) hidrólisis.
- 19.16 En los sistemas traqueales, el intercambio gaseoso ocurre realmente en los espiráculos.
a) Verdadero, b) Falso.
- 19.17 Un corrimiento de la curva de disociación de la oxihemoglobina hacia la derecha significa que, en una pO_2 dada, hay menos asociación de oxígeno con la Hb.
a) Verdadero, b) Falso.
- 19.18 Las laminillas son pilas de delgadas membranas transversales situadas a lo largo de los filamentos branquiales y cuya función es incrementar la superficie total de intercambio gaseoso.
a) Verdadero, b) Falso.
- 19.19 En muchos crustáceos las branquias están protegidas y cubiertas por el exoesqueleto.
a) Verdadero, b) Falso.
- 19.20 El O_2 , es más soluble en el agua (o el plasma sanguíneo) que el CO_2 .
a) Verdadero, b) Falso.
- 19.21 Las cuerdas vocales se encuentran en la laringe,
a) Verdadero, b) Falso.
- 19.22 Es innegable que el tabaquismo se relaciona con el cáncer pulmonar y que también es una probable causa de problemas cardiovasculares.
a) Verdadero. b) Falso.
- 19.23 Los pulmones participan activamente en la introducción de un volumen de aire a su interior.
a) Verdadero, b) Falso.
- 19.24 El nervio vago estimula la inhalación al hacer que el diafragma se contraiga.
a) Verdadero, b) Falso.
- 19.25 La curva de disociación de la oxihemoglobina del feto humano se desplaza hacia la izquierda; esto sugiere que la hemoglobina fetal tiene mayor afección por el oxígeno y, por tanto, que obtiene ese gas con facilidad a partir de la sangre materna.
a) Verdadero, b) Falso.

Respuestas

- | | | | |
|----------|----------|----------|----------|
| 19.15 a) | 19.18 a) | 19.21 a) | 19.24 b) |
| 19.16 b) | 19.19 a) | 19.22 a) | 19.25 a) |
| 19.17 a) | 19.20 b) | 19.23 b) | |

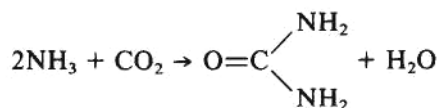
Excreción

La excreción es el proceso mediante el cual los organismos eliminan sus desechos metabólicos. En los seres humanos, esos desechos se acumulan en forma de **orina**, **sudor** o **lágrimas**. La eliminación de las heces (**agestión** o **defecación**) no es un proceso excretorio pues si bien la materia fecal se encuentra en el intestino, jamás está dentro del cuerpo en sí. (Puesto que los seres humanos y otros mamíferos están organizados estructuralmente en forma de un tubo dentro de otro tubo, la cavidad del aparato digestivo está realmente *afuera* del cuerpo, aunque éste la delimita. El cuerpo en sí va desde el recubrimiento interno del aparato digestivo hasta la superficie de la piel.) Solamente los materiales resultantes de las actividades metabólicas que ocurren dentro de la estructura celular del organismo pueden ser considerados productos excretorios.

El principal producto excretorio es el CO_2 , el cual se forma durante la degradación de las moléculas orgánicas combustibles. Una fracción del CO_2 se utiliza en reacciones sintéticas, pero la mayor parte es conducida por la sangre hacia el medio externo. El agua también es otro producto de la oxidación de los alimentos, pero la gran variedad de usos del agua dentro del organismo hace imposible considerarla un producto de desecho. En la rata canguro (y otros organismos de ese tipo), un roedor que vive en las regiones desérticas de Estados Unidos, el agua resultante de la oxidación de las semillas y granos es la única fuente de líquido del animal y, por tanto, ese líquido debe ser considerado una necesidad en vez de un material de desecho.

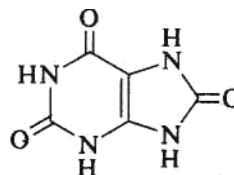
Otro producto excretorio importante es el nitrógeno que pierden los aminoácidos derivados de las proteínas. Cuando las proteínas son utilizadas como combustible, el primer paso es la desaminación o transaminación de sus aminoácidos. En última instancia, el nitrógeno así eliminado se excreta en forma de amoníaco, urea o ácido úrico. Durante el ciclo normal de las proteínas, todos los días se debe excretar cierta cantidad de nitrógeno. La forma final del producto nitrogenado que se excreta depende de la disponibilidad de agua. Si se dispone de una cantidad ilimitada de ese líquido, el tipo más sencillo de excreción de nitrógeno es la formación de NH_3 . Sin embargo, dado que este compuesto es muy tóxico, el peligro

de una acumulación en los casos en que el agua no puede arrastrarlo consigo ha impuesto limitaciones evolutivas a algunos organismos. Una manera de neutralizar el NH_3 es combinarlo con CO_2 para formar **urea**:



Por lo común, esta reacción ocurre en el hígado. Los seres humanos somos ureotélicos (nuestro producto nitrogenado excretorio es urea); la urea se forma en nuestro hígado y luego es conducida hasta los riñones para ser excretada en forma de orina.

Los organismos **uricotélicos** producen una sustancia mucho más compleja llamada **ácido úrico**:



El ácido úrico tampoco es tóxico, pero debido a su relativa insolubilidad en agua se necesita mucho menos líquido para eliminarlo. Sin embargo, el costo energético de su formación es mayor.

Las explicaciones relacionadas con la excreción se confinarán a los animales por varios motivos. La actividad metabólica de las plantas es mucho menor que la de los animales, de modo que el problema de eliminación de desechos no es tan importante en las plantas. (Como recordará el lector, los mecanismos homeostáticos también fueron expuestos desde el ángulo particular del reino animal.) Por otra parte, las demandas fotosintéticas hacen que el CO_2 tenga una repercusión muy diferente en las plantas verdes, que lo utilizan como uno de los principales metabolitos en la síntesis de **azúcar**. Asimismo, las plantas tienden a usar de diversas maneras los grupos nitrogenados sin deshacerse de ellos. Esta circulación y recirculación del nitrógeno, el amoníaco, los nitritos y los

nitratos significa que las plantas verdes reciclan su nitrógeno en tal medida que no necesitan eliminarlo.

A estas alturas, ya debe ser obvio que la excreción está íntimamente relacionada con la homeostasis de los líquidos y los electrolitos. Muchas de las estructuras relacionadas con la eliminación de desechos también desempeñan una función clave en lo que se refiere al equilibrio del agua. En algunos casos, dichas estructuras fueron identificadas primero como organelos u órganos excretores y después se descubrió que intervienen principalmente en la homeostasis de los líquidos y los electrolitos. La concentración de muchas sustancias dentro del cuerpo es resultado de un equilibrio entre su producción y su eliminación. Como se verá más adelante, órganos excretores como los riñones no sólo procesan sustancias para su eliminación, sino además regulan activamente las concentraciones de muchos compuestos presentes en la sangre.

20.1 EXCRECIÓN EN LOS INVERTEBRADOS

En los protistas unicelulares e incluso en las esponjas, la excreción se realiza mediante una **vacuola contráctil**, organelo lleno de líquido que se contrae periódicamente para expulsar de la célula el líquido junto con las sales y otros materiales de desecho disueltos en él. En algunos casos la vacuola está rodeada por un conjunto específico de vesículas o sacos (a menudo asociados con las mitocondrias) que conducen el líquido hacia ella. Esta disposición se relaciona con la capacidad de la vacuola para

mantener muy diluido el líquido que encierra y para expulsarlo a través de un poro situado en la superficie de la célula. Sin embargo, algunos protistas carecen de estos organelos especiales y expulsan directamente sus materiales de desecho a través de la membrana celular permeable.

Los platelmintos poseen un sistema excretorio claramente definido (Fig. 20.1). Dicho sistema consta de dos o más túbulos longitudinales muy ramificados. Algunas de las ramificaciones laterales de los túbulos terminan en un bulbo hueco en cuyo interior se aprecian largos cilios. Esos cilios, que se agitan constantemente, crean la ilusión de ser una flama y por ese motivo el sistema ha sido denominado **sistema de células en flama**. Esos cilios generan corrientes ininterrumpidas dentro del sistema de células en flama y dichas corrientes transportan el líquido y las sustancias de desecho hacia afuera del cuerpo a través de los **poros excretores**, los cuales se localizan en los extremos terminales de otras ramificaciones de los túbulos longitudinales.

En la lombriz de tierra, cuyo sistema circulatorio es cerrado, la excreción se realiza mediante una estrecha asociación entre el sistema circulatorio y un conjunto especial de **nefridios** (Fig. 20.2). Cada segmento del cuerpo de la lombriz de tierra contiene un par de nefridios. Los líquidos corporales ingresan en el nefridio a través de la membrana del **nefrostoma** en forma de bulbo, el cual es el orificio ciliado que desemboca en el nefridio. Así, el nefridio origina un túbulo enrollado que se encuentra en íntima asociación con un capilar sanguíneo. Esta asociación de una estructura excretoria con un vaso sanguíneo, que permite la reabsorción de algunas sustancias, es un

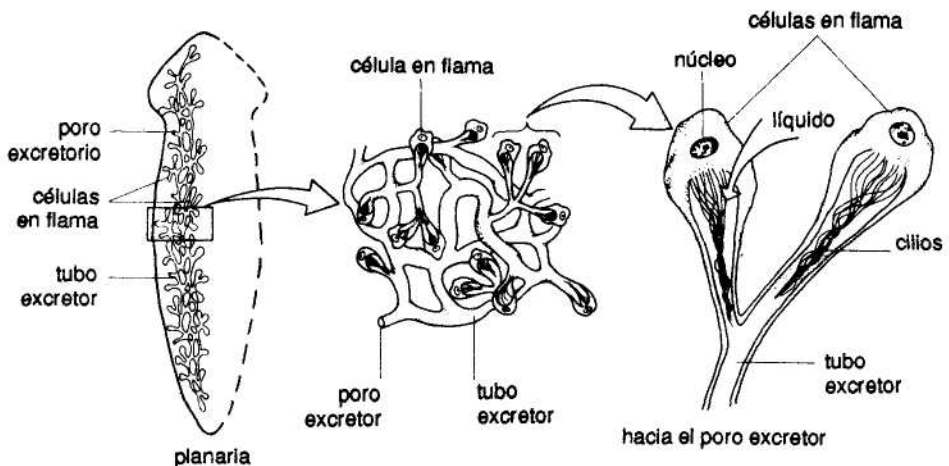


Fig. 20.1 Sistema de células en flama de la planaria (se omitió la estructura complementaria del lado derecho).

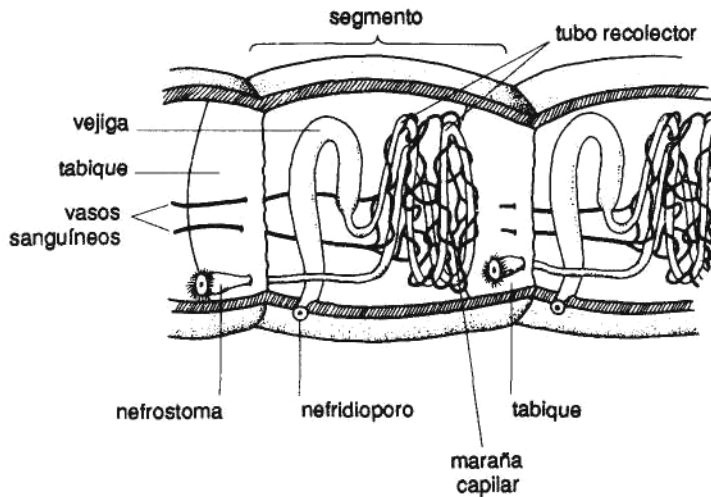


Fig. 20.2 Segmento de la lombriz de tierra en el cual se aprecia un nefridio.

antecesor funcional del riñón de los vertebrados. El nefridio termina en una amplia vejiga que desemboca en el exterior a través de un **nefridioporo**.

Es probable que los insectos desciendan de ancestros que poseían sistemas nefridiales, pero esos nefridios no persistieron en el grupo. En su lugar, los insectos adquirieron evolutivamente un nuevo conjunto de estructuras excretorias: los **túbulos de Malpighi**. Estas estructuras son evaginaciones intestinales situadas en donde el intestino medio se convierte en el intestino posterior. Estos sacos tubulares son enjuagados por la sangre del insecto y absorben líquido y materiales de desecho a través de sus extremos cerrados. Dentro de los túbulos se forma ácido úrico; el sistema sanguíneo abierto que rodea los túbulos reabsorbe líquido y sales. La orina formada dentro del túbulo se desplaza hacia el intestino posterior y sale del cuerpo por el recto. En el recto se reabsorbe una gran cantidad de agua, de modo que las heces y la orina, que salen por igual a través del ano, son bastantes secas. Esta capacidad para conservar el agua durante el proceso excretorio es una importante adaptación para organismos que lograron invadir el árido medio terrestre.

20.2 ESTRUCTURA DEL RIÑÓN DE LOS VERTEBRADOS

El riñón es un órgano exclusivo de los vertebrados. Es la principal unidad excretoria de los vertebrados superiores, pero en los inferiores (peces) su principal función es la osmorregulación. Los peces disponen de la mayor parte de sus desechos nitrogenados a través de las branquias.

Los conductos del riñón y los del aparato reproductor se interrelacionan a tal grado que muchos expertos estudian ambos sistemas como si fuera uno solo, llamado **aparato urogenital**, que desemboca al exterior a través de poros externos situados en la región caudal. La **cloaca** es una cámara común adyacente a la cola y en ella van a parar la orina, las heces y los gametos (óvulos y espermatozoides) en su trayecto hacia el exterior. El adulto de los mamíferos ya no presenta cloaca, de modo que el aparato digestivo y el aparato urogenital tienen orificios independientes. El aparato urogenital está un poco más subdividido en la hembra de los mamíferos: los aparatos urinario y reproductor poseen orificios independientes.

En todos los vertebrados, el riñón empieza a aparecer en un punto interno del mesodermo formador del riñón (**nefrógeno**) llamado **pronefros**. Por lo general se forma un conjunto de túbulos asociados con segmentos específicos del cuerpo. Poco después, el pronefros del embrión es sustituido por el **mesonefros**. Este último se forma a partir de un conjunto de tubos situados en posición posterior respecto a la región pronefrica, pero en poco tiempo se modifica a través de una prolongación y circunvolución de los túbulos y una pérdida de la segmentación. Este mesonefros relativamente largo es el riñón funcional del adulto de peces y anfibios y del embrión de reptiles, aves y mamíferos. Es una estructura no segmentaria y forma un conducto llamado **uréter**, el cual conduce la orina formada en el riñón hacia la cloaca o la **vejiga urinaria**. Esta última estructura tiene forma de saco y almacena la orina, que sale de ella hacia el exterior a través de la **uretra**.

Los riñones humanos se localizan uno en cada lado de la región dorsal de la cavidad abdominal. A grandes

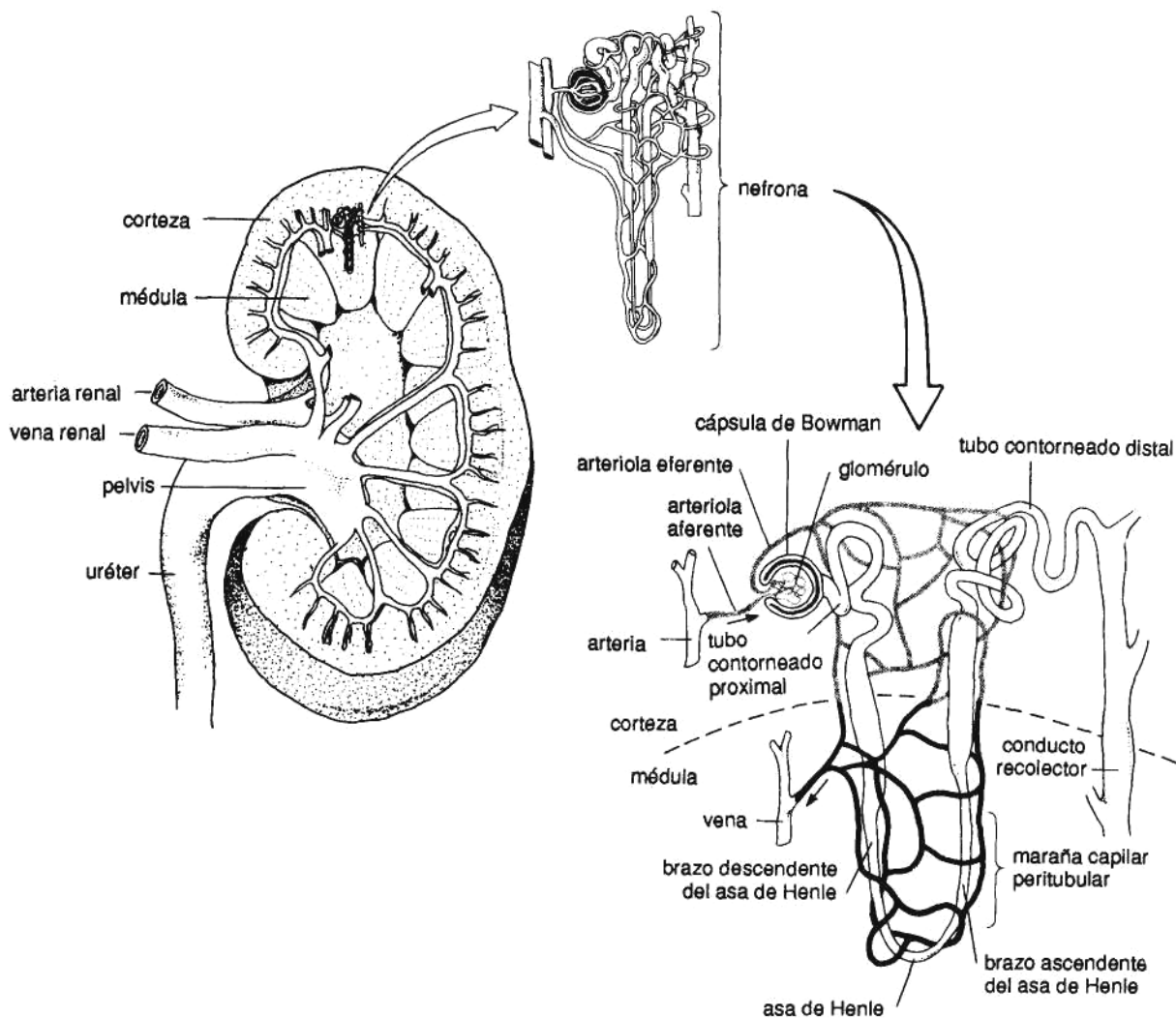


Fig. 20.3 El riñón humano. Corte con los detalles de la nefrona.

rasgos, el riñón está dividido en tres regiones: una **corteza** externa, una **médula** intermedia y una cavidad interna o **pelvis** (Fig. 20.3). La orina formada en las dos capas externas se acumula en la pelvis renal, de donde pasa hacia la vejiga urinaria a través de los uréteres (uno por cada riñón). Por último, la orina es expulsada de la vejiga al exterior a través de la uretra.

La producción de orina ocurre realmente en un gran número de **nefronas**, es decir, las unidades funcionales del riñón (Fig. 20.3). Cada nefrona consta de tres partes. 1) El **glomérulo** es una maciza bola de capilares que filtran la sangre a través de sus paredes, enviando el

líquido resultante (filtrado) hacia el segundo componente de la nefrona. Debido a la elevada presión hidrostática que prevalece en el glomérulo, casi todos los componentes de la sangre, excepto las proteínas y los elementos celulares, son expulsados a través de los capilares. 2) El filtrado ingresa en el segundo elemento de la nefrona, llamado **tubo contorneado**, que empieza en la **cápsula de Bowman**, un saco que rodea al glomérulo y recibe el filtrado glomerular a través de sus paredes. El resto del tubo está integrado por un segmento **proximal**, un **asa de Henle** intermedia y un segmento **distal**. Es precisamente a través de las paredes del tubo contorneado por donde

se reabsorben y reincorporan al torrente sanguíneo casi todos los iones, las moléculas y buena parte del agua del filtrado. 3) La orina en formación pasa luego al **tubo recolector**, en el cual se reabsorbe un poco más de agua antes de que el líquido excretorio llegue a la pelvis renal. El glomérulo, la cápsula de Bowman y los tubos contorneados proximal y distal se localizan en la corteza; el asa de Henle y los tubos recolectores pertenecen en su mayor parte a la médula.

La sangre fluye directamente hacia el riñón desde la aorta a través de la **arteria renal**. Dicha arteria se divide dentro del riñón en muchas arteriolas, cada una de las cuales ingresa en una cápsula de Bowman y se subdivide en los muchos capilares del glomérulo. Estos capilares se reúnen en su extremo distal para formar una delgada arteriola que sale de la cápsula. Sin embargo, dicha arteriola vuelve a dividirse para dar origen a numerosos **capilares peritubulares**, los cuales rodean al tubo contorneado y se encargan de la reabsorción de los materiales del filtrado. Poco más adelante, esos capilares se fusionan para integrar una vénula que al unirse a las vénulas provenientes de otras nefronas forma la **vena renal**, la cual desemboca a su vez en la vena cava posterior.

20.3 FUNCIONAMIENTO DEL RIÑÓN DE LOS VERTEBRADOS

Se tienen pruebas convincentes de que los primeros vertebrados evolucionaron en el agua dulce. Es probable que aquellos organismos ya tuvieran algunas características primitivas del riñón avanzado, pero no fue sino hasta el surgimiento evolutivo de la nefrona funcional cuando esas características quedaron integradas.

Es muy fácil apreciar el funcionamiento de las nefronas en el riñón de los peces dulceacuícolas (habitantes del agua dulce). Estos organismos se ven obligados a excretar grandes cantidades de líquido y a la vez tienen la necesidad de conservar sus sales. El líquido y sus solutos disueltos son expulsados a través de las membranas de los vasos del glomérulo conforme la sangre pasa a través de esa maraña de capilares enrollados. Luego, el filtrado ingresa en la cápsula de Bowman. El glomérulo, junto con la cápsula que lo rodea, se denomina corpúsculo de **Malpighi**.

El estrecho cuello situado inmediatamente detrás de la cápsula está densamente ciliado. Esta disposición incrementa la cantidad de agua que puede pasar a lo largo de la nefrona. Después del cuello está el **segmento proximal** del tubo. En esta región moderadamente expandida se reabsorben los monosacáridos y las proteínas pequeñas, que pasan directamente de la nefrona al cuerpo. Los iones divalentes tienden a ser reabsorbidos a

través de unos conductos situados más atrás en el mismo segmento proximal. En el relativamente corto **segmento Intermedio**, que es la siguiente porción de la nefrona, la acción de los abundantes cilios mueve con rapidez el filtrado. Al segmento intermedio sigue un **segmento distal**. Aquí es donde se encuentran los conductos para la reabsorción de Na^+ , K^+ y Cl^- ; esta reabsorción es un proceso de transporte activo y en él participan ATPasas que catalizan la liberación de energía. Los extremos de muchas nefronas se unen para formar conductos que recolectan la orina presente en los tubos de la nefrona y la conducen hacia la vejiga urinaria, de donde es expulsada al agua circundante.

Estas características básicas también se observan, aunque en forma modificada, en órganos renales más avanzados. En los peces dulceacuícolas no hay estructuras especiales para la reabsorción de agua. El producto nitrogenado final de estos organismos es el amoníaco, el cual sale a través de las branquias y por medio de la orina. Dado que los peces dulceacuícolas producen cantidades copiosas de orina, en ellos las concentraciones de amoníaco no pueden alcanzar un nivel tóxico.

En los peces marinos el filtrado fluye más lentamente a través de la nefrona, permitiendo así una mayor reabsorción del agua que contiene. Los peces marinos beben agua salada para compensar la pérdida de agua hacia su medio hipertónico. En la región posterior del segmento proximal se bombean *hacia* la nefrona cationes divalentes presentes en el cuerpo; de ahí que la entrada de agua de mar se traduzca en un ingreso neto de agua dulce. En algunos peces marinos también se observa un riñón aglomerular, situación que reduce considerablemente la cantidad de líquido que pasa hacia la orina.

El hábitat de casi todos los anfibios es húmedo, de modo que sus riñones son muy parecidos a los de los peces dulceacuícolas. Sin embargo, los reptiles suelen vivir en ambientes **xeróticos** (secos) y sus riñones reflejan el estrés impuesto por esos hábitat. Algunos reptiles marinos adquirieron evolutivamente estructuras extrarrenales cuyo fin es eliminar el exceso de sales. Estas glándulas excretoras de sal, semejantes a las de las aves marinas, se ubican junto a la nariz. Los reptiles terrestres forman ácido úrico como principal producto excretorio nitrogenado, lo que les permite conservar su agua. Otros reptiles excretan urea, en especial los que viven en ambientes marinos. Los cocodrilos excretan amoníaco.

Los mamíferos y las aves poseen riñones notablemente eficaces, sobre todo en lo que se refiere a conservación del agua. El mecanismo básico de producción de una orina muy concentrada implica la creación de un medio notablemente hipertónico alrededor de la nefrona, de modo que el agua sale de los tubos por osmosis. En este proceso también intervienen las diferencias de permeabilidad selectiva de las diversas regiones de los tubos de la nefrona.

20.4 FUNCIONAMIENTO DEL RIÑÓN HUMANO

Se cree que la notable capacidad del riñón humano para producir una orina muy concentrada se basa en la formación de un pronunciado gradiente de concentración dentro de la médula renal, a través de la cual tiene que pasar la orina hiposmótica al ingresar en el brazo descendente del asa de Henle y luego en el tubo recolector. Se piensa que en el tubo contorneado proximal ocurre una intensa

reabsorción de sustancias del filtrado. Del tubo salen agua, aminoácidos, glucosa y iones, sustancias que pasan a los capilares peritubulares.

Según la **teoría multiplicadora a contracorriente** (Fig. 20.4), el asa de Henle, debido a que vuelve sobre sí misma, crea un sistema multiplicador a contracorriente. Conforme el filtrado desciende por el asa, grandes cantidades de agua pasan por osmosis hacia el líquido tisular cada vez más concentrado que rodea al tubo y luego esa

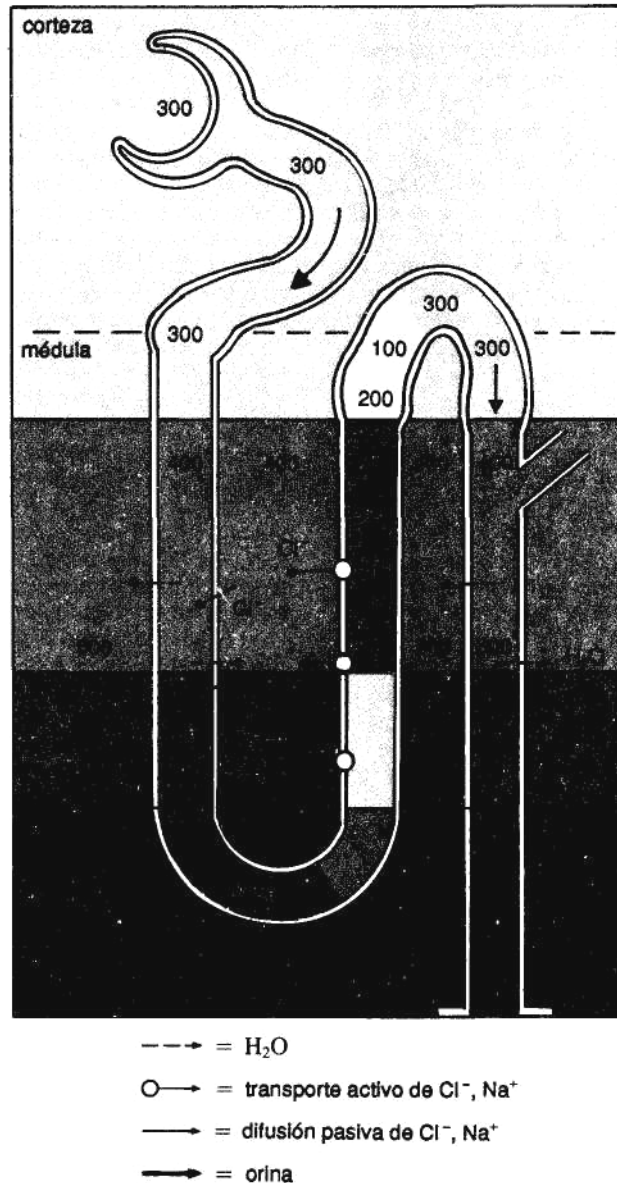


Fig. 20.4 Modelo multiplicador a contracorriente. (Modificado de Storey cols.)

agua ingresa en los capilares peritubulares. Al mismo tiempo, algunos iones de sodio y cloro se difunden hacia el tubo. El brazo ascendente del asa, que es impermeable al agua, expulsa activamente iones Na^+ (en pos de los cuales se difunden pasivamente los iones Cl^-). Dichos iones ingresan en el líquido de la médula—manteniendo así el gradiente de concentración de éste— y de ese modo quedan libres para reingresar en el brazo descendente del asa y ser recirculados. De este modo, el Na^+ y el Cl^- se mueven dentro de un circuito que empieza en el brazo ascendente, continúa por el brazo descendente y luego, a través del asa, termina otra vez en el brazo ascendente. Conforme el filtrado desciende por el asa, su concentración aumenta paulatinamente; sin embargo, cuando llega al tubo contorneado distal el número de iones que fueron transportados activamente hacia afuera del tubo es tan grande que la osmolalidad descendió hasta un nivel aún más bajo que el que tenía en el momento de ingresar en el tubo proximal. (Recuérdese que el brazo ascendente es impermeable al agua, de modo que ésta no puede seguir a los iones y de ese modo se conserva la osmolalidad elevada.) Conforme el filtrado (que a estas alturas ya puede llamarse orina) desciende por el tubo recolector, vuelve a pasar a través del gradiente de concentración de la médula. Según la permeabilidad de dicho tubo, puede haber transferencia osmótica de más agua desde la nefrona hacia los capilares peritubulares, de tal suerte que la orina se concentra aún más.

A mediados de la década de 1970 se acumularon pruebas de que el brazo ascendente del asa de Henle no contiene los conductos de transporte iónico necesarios para lograr la extrusión activa de iones Na^+ y Cl^- a través de esa porción del tubo. Asimismo, se tienen muchas dudas en cuanto a la permeabilidad de las paredes del asa descendente al paso de Na^+ y Cl^- . Por tanto, se replanteó la hipótesis del sistema multiplicador a contracorriente.

El resultado del replanteamiento fue el modelo de **los dos solutos**. Según este modelo, la eficiencia renal, expresada en términos de la producción de una orina concentrada, se debe a la participación de NaCl y *urea* en la formación de ésta. Por otra parte, se presupone la existencia de una permeabilidad **diferencial** de la nefrona a la sal y al agua, sobre todo en la región del asa de Henle; sin embargo, dos factores de suma importancia son el paso de urea a través de la pared tubular y su acumulación en las inmediaciones del tubo. En comparación con el modelo original, el modelo de los dos solutos postula la existencia de una acción a contracorriente más sencilla entre los brazos ascendente y descendente del asa de Henle.

El modelo de los dos solutos asegura que el filtrado que ingresa en el asa de Henle es prácticamente isotónico respecto al plasma sanguíneo. Conforme recorre el brazo descendente del asa, pierde agua hacia el exterior hipertónico. La hipertonicidad del medio externo se

debe principalmente a las altas concentraciones de urea. Las paredes del tubo descendente son muy permeables al agua, pero prácticamente impermeables a la sal y a la urea. Esto produce un filtrado relativamente concentrado dentro del tubo.

En el fondo del asa, el tubo pierde su permeabilidad al agua pero se vuelve muy permeable al NaCl , el cual se concentra en el filtrado de esa región. Luego, conforme el filtrado recorre el brazo ascendente, la sal pasa por difusión simple hacia los tejidos hipotónicos. Sin embargo, cerca del segmento superior del brazo ascendente la sal debe ser bombeada hacia afuera del filtrado mediante transporte activo. La salida de tan grandes cantidades de sal reduce la presión osmótica del interior del tubo y, de ese modo, favorece la salida de más agua a lo largo del resto de la nefrona. Sin embargo, en virtud de esa pérdida de agua, la urea depositada originalmente dentro del líquido capsular ahora está muy concentrada en el interior del tubo. El agua sale del filtrado a través del tubo distal y, por último, la orina concentrada procedente de muchas nefronas llega a los tubos recolectores. Estos últimos, por lo menos en sus segmentos inferiores, son muy permeables a la urea. Puesto que la concentración de urea en el filtrado es mucho más alta que la presente en el tejido circundante, esa sustancia sale de los conductos y contribuye a generar la presión osmótica elevada que prevalece en los tejidos circundantes presión osmótica que provocó la salida de agua a través del brazo descendente del asa de Henle y que contribuye a la continua pérdida de agua de la orina conforme ésta pasa por el tubo recolector. Es obvio que la urea y la sal contribuyen a la extracción de agua a partir del filtrado que pasa de la cápsula al uréter.

La teoría de los dos solutos no abandona todos los planteamientos de la hipótesis multiplicadora a contracorriente. El fondo del asa contiene altas concentraciones de sal, las cuales acaban por crear una hipertonicidad en el tejido circundante y esto se traduce a la vez en salida de agua del filtrado, sobre todo en los tubos recolectores. La saudade agua del filtrado produce las altas concentraciones internas de urea que, en última instancia, tienen por resultado la generación de altos niveles osmóticos en los tejidos que rodean al brazo descendente.

20.5 FUNCIONES HOMEOSTÁTICAS DEL RIÑÓN

Además de sus funciones excretorias, el riñón tiene varias funciones homeostáticas: es el sitio donde ocurre la regulación homeostática de la sal y el agua. El funcionamiento básico del riñón se presta para mantener el equilibrio entre la sal y el agua. Puesto que durante la formación de orina la mayor parte de los solutos del plasma fluyen hacia la cápsula de la nefrona en el proceso

inicial de filtración, sólo es necesario que la sangre reabsorba del resto del tubo las sustancias necesarias para mantener los niveles homeostáticos adecuados de cada constituyente. Por otra parte, mediante la regulación de la cantidad reabsorbida puede lograrse un equilibrio de la sangre en el nivel renal. Por lo regular, la glucosa es reabsorbida por completo en la porción inicial del tubo proximal. Sin embargo, en personas diabéticas, cuyas concentraciones sanguíneas de glucosa pueden ser muy elevadas, una porción considerable de la glucosa presente en el filtrado inicial permanece en la orina y sale con ella del cuerpo. Este fenómeno patológico, denominado **glucosuria**, suele ser el primer síntoma de diabetes. La presencia de azúcar en la orina eleva la presión osmótica de ésta, lo que tiene por consecuencia el paso de una mayor cantidad de agua hacia la nefrona y la formación de copiosas cantidades de orina. Debido a esa mayor pérdida de agua, el individuo empieza a padecer sed.

La **hormona antidiurética (ADH)** es el principal agente en cuanto al mantenimiento del equilibrio hídrico. La sintetiza una región relativamente pequeña del **hipotálamo**, sección muy versátil del encéfalo situada justo encima de la glándula hipófisis y a la cual ayuda a regular. La ADH reduce la permeabilidad de las paredes de los tubos recolectores en cuanto al agua. Puesto que dichos tubos están rodeados por un medio hipertónico, el agua sale de ellos e ingresa en los vasos sanguíneos que los rodean. Esta retención de agua debida a la influencia de la ADH se traduce en la producción de una orina muy concentrada. Por otra parte, cualquier disminución de la ADH impide la reabsorción de agua por los vasos sanguíneos del riñón, de modo que se forma una orina más abundante y diluida.

Del mismo modo que la ADH actúa sobre la permeabilidad del agua, la **aldosterona**, esteroide de la corteza suprarrenal, regula el transporte activo de iones de sodio. El sitio de acción de la aldosterona es el brazo ascendente del asa de Henle. En presencia de altas concentraciones de la hormona, el Na^+ es reabsorbido del filtrado que se localiza dentro del tubo para pasar a los vasos circundantes (un proceso que permite conservar la sal). Las concentraciones muy bajas de aldosterona se relacionan con grandes pérdidas de iones sodio de la

orina y con un incremento del volumen de orina a consecuencia de su mayor presión osmótica.

La cantidad de aldosterona que se forma en los individuos saludables depende generalmente del consumo de sal en los alimentos, de modo que existe un equilibrio entre el consumo y la salida de sodio.

20.6 ESTRUCTURAS EXCRETORIAS SECUNDARIAS

En la piel existen unas estructuras epiteliales especializadas llamadas **glándulas sudoríparas**. En los seres humanos, dichas glándulas están presentes en toda la piel aunque su mayor concentración ocurre en las palmas de las manos y las plantas de los pies. Puesto que las glándulas sudoríparas son activadas por la rama simpática del sistema nervioso autónomo (el mismo sistema que dispara las respuestas de "lucha o escape" durante las situaciones de emergencia), el miedo y otros estímulos nerviosos de ese tipo producen una abundante sudoración, sobre todo de las palmas.

El sudor ocasiona grandes pérdidas de agua, pero también contiene sales e incluso urea. La principal de esas sales es el NaCl , aunque también se presentan iones de K^+ y Mg^{2+} . En condiciones patológicas, el sudor puede presentar pigmentos biliares, proteínas y hasta azúcares. En ocasiones se llega a observar sangre en el sudor.

Las lágrimas, secretadas por las **glándulas lagrimales** situadas en la esquina superior externa de la órbita del ojo, también son un producto excretorio secundario. Dichas glándulas desembocan en los conductos lagrimales del ángulo interno de la cuenca del ojo y de ahí, a través de un saco, se comunican con la nariz. La copiosa descarga nasal que escurre durante el llanto se debe a la secreción de un exceso de lágrimas. Las lágrimas, cuyo volumen es muy modesto en condiciones normales, son en esencia soluciones diluidas de NaCl y algunas sustancias exóticas ocasionales. Se descubrió la presencia del virus del SIDA en las lágrimas. Desde luego, una de las principales funciones de las lágrimas es lubricar y humectar la superficie del ojo.

Problemas resueltos

20.1 ¿Cuáles son las ventajas y desventajas de eliminar los desechos nitrogenados en forma de amoníaco?

Cuando se utilizan proteínas a modo de moléculas combustibles o cuando por alguna otra razón esos

compuestos son degradados, sus aminoácidos son desaminados, es decir, despojados de sus grupos amino. Esto produce amoníaco y un producto orgánico que puede ingresar en la vía glucolítica o ser utilizado para los procesos sintéticos. Por consiguiente, lo más sencillo para el organismo es usar el

amoniaco como principal producto excretorio, ya que es el producto inicial de desecho y, por tanto, no es necesario invertir más energía para deshacerse de él.

Sin embargo, una desventaja del amoniaco es su relativa toxicidad. Este puede ser un grave problema cuando el agua disponible no basta para diluir al amoniaco. Por esta razón surgieron otros productos nitrogenados. La formación de estos productos alternativos requiere energía y compuestos orgánicos.

20.2 ¿Cuáles son las ventajas de la urea y del ácido úrico como productos finales de excreción de nitrógeno?

Dado que la evolución es un proceso oportunista, no es posible predecir los resultados finales de los patrones metabólicos con base en suposiciones claras y lógicas. En los mamíferos surgió una serie de complejas reacciones, principalmente de naturaleza endergónica, en las que dos moléculas de NH_3 se combinan con una molécula de CO_2 para producir una sustancia hidrosoluble: urea ($(\text{NH}_3)_2\text{CO}$). La urea no es tóxica cuando se presenta en concentraciones moderadas y en ese aspecto ofrece una ventaja significativa, en comparación con el NH_3 , a los animales que no viven en medios dulceacuáticos. Cabe destacar que en la formación de urea intervienen dos productos excretorios importantes: amoniaco y dióxido de carbono. Puesto que la urea es soluble en agua, necesita cierta cantidad mínima de ese precioso disolvente para poder salir del organismo.

Los insectos, a los que puede considerarse los conquistadores más eficientes del medio terrestre, eliminan el nitrógeno casi exclusivamente en forma de ácido úrico. Puesto que el ácido úrico es insoluble en agua prácticamente no necesita un portador acuoso, de modo que en circunstancias de escasez de agua es el producto excretorio idóneo. La mayoría de los insectos excretan el ácido úrico en forma de cristales secos.

El producto nitrogenado excretorio de los reptiles y las aves terrestres también es ácido úrico. Para estos vertebrados ponedores de huevos, el ácido úrico es muy eficaz como producto excretorio ya que puede salir del embrión y acumularse en el alantoides en forma de un producto sólido no tóxico. De esa manera no interfiere con el desarrollo del embrión.

20.3 En el torrente sanguíneo de los elasmobranquios marinos (p. ej., los tiburones) se observan concentraciones extraordinariamente altas de urea. ¿A qué supone el lector que se deba esto?

En el caso de los elasmobranquios marinos, la hipertonicidad del agua de mar en la que viven los hace perder agua constantemente. Es decir, que a pesar de estar rodeados por agua estos animales corren el peligro de deshidratarse por estrés osmótico.

Con el fin de superar ese reto osmótico, los peces cartilaginosos adquirieron la capacidad de

acumular hasta un 2% de urea en su sangre. Es decir, utilizan el producto nitrogenado de excreción a modo de lastre osmótico, igualando así la presión osmótica de los líquidos de su cuerpo respecto a la de su entorno, de modo que ya no pierden agua hacia el medio. Este es un notable mecanismo de coordinación entre las funciones excretorias y el equilibrio hídrico.

20.4 ¿Por qué muchos peces marinos beben agua de mar si los peces de agua dulce no beben agua en absoluto?

Los peces marinos, dado que viven en un medio hiperosmótico, sufren escasez de agua pura disponible. Beben agua de mar con el fin de separar de la solución salina el agua pura que les permita satisfacer sus necesidades metabólicas. Sin embargo, ese proceso les deja un exceso de sales que deben ser excretadas. Esto se logra principalmente a través de unas glándulas excretoras de sal presentes en las branquias. En esa reacción, que es muy endergónica, intervienen diversas ATPasas. En algunos peces marinos, ciertas glándulas recales especiales eliminan el exceso de sales descargándolas casi al final del aparato digestivo, de donde salen al exterior.

Dado que los peces dulceacuícolas están rodeados por un medio hipotónico, su problema es muy distinto. Deben eliminar el agua dulce que ingresa constantemente en sus cuerpos. En tales circunstancias, beber agua sería contraproducente, de modo que estos animales jamás beben. Por el contrario, toman a través de las branquias las pocas sales presentes en el agua que los rodea. Este proceso también consume energía y demanda la intervención de ATPasas en las glándulas branquiales.

20.5 Los **osmoconformadores** son organismos cuyas características osmóticas internas son iguales a las del medio. Por otra parte, cuando ocurren cambios en la presión osmótica ambiental, estos organismos no tardan en ajustarse internamente al adquirir la nueva tonicidad. Este comportamiento osmótico pasivo es particularmente notorio en los invertebrados marinos. Los **osmorreguladores** son organismos que pueden mantener un ambiente osmótico interno constante e independiente del medio externo. Desde luego, esa independencia sólo se logra mediante el gasto de una cantidad considerable de energía. Cite algunos de los mecanismos que permiten a los osmorreguladores controlar su medio interno.

Los principales sistemas utilizados en la osmorregulación son los que también participan en la excreción. Aunque las vacuolas contráctiles de los protozoarios dulceacuícolas tienen como función casi exclusiva mantener el equilibrio hídrico, los sistemas nefridiales de los anélidos manejan por igual desechos y agua. Esto ocurre también en el caso de los tubos de

Malpighí de los Insectos. Estas evaginaciones del aparato digestivo acumulan desechos y agua y luego los envían al intestino posterior, donde se reabsorbe el agua para volverla a incorporar al sistema circulatorio.

En los vertebrados, la regulación osmótica está íntimamente relacionada con la excreción dentro de los tubos renales. En las aves y los reptiles, la posibilidad de producir una orina muy hipertónica constituye un mecanismo significativo de conservación del agua en presencia de un ambiente deshidratante. En muchos peces, las branquias participan en el mantenimiento de concentraciones adecuadas de sales en el cuerpo y esto aligera la tarea hidrostática del riñón. Puesto que las branquias de los peces dulceacuícolas excretan amoníaco, puede considerarse que dichas branquias tienen funciones excretorias y osmóticas. Ya se estudió la urea, uno de los principales productos excretorios, en términos de su función como lastre osmótico en los elasmobranquios marinos, los cuales están amenazados constantemente por la pérdida de agua. También se utiliza urea para crear una orina hipertónica en los tubos contorneado y recolector de la nefrona.

20.6 ¿Qué ventajas ofrece un riñón aglomerular?

En algunos peces marinos el glomérulo está considerablemente reducido o ausente. El principal brazo funcional del riñón se convierte en el tubo en el que ocurre reabsorción y cierta secreción. Puesto que el glomérulo es el principal sitio de salida de agua de la sangre, los vertebrados marinos que tienen proble-

mas de deshidrataron obtienen una ventaja adaptativa al reducir el funcionamiento glomerular. El riñón aglomerular, junto con otras modificaciones de la nefrona tubular, sólo existe en unas cuantas especies de peces marinos; pero eso indica que se trata de una estructura relativamente plástica y que puede ser modificada para lograr la supervivencia.

20.7 Elabore un diagrama de flujo en el que se muestre el movimiento de la sangre desde la aorta hasta la vena cava posterior a través de los distintos vasos sanguíneos asociados con el riñón.

Aorta → arteria renal → arteriola → capilares del glomérulo → arteriola de la cápsula de Bowman → capilares peritubulares → vénula → vena renal → vena cava posterior

20.8 Resuma los principales puntos de la teoría multiplicadora a contracorriente y de la teoría de los dos solutos.

Ambas postulan que:

1. la contracorriente concentra la sal y aumenta la osmolalidad del líquido tisular de la médula renal;
2. el fondo del asa de Henle contiene la mayor concentración de sal;
3. el tejido circundante hipertónico extrae H₂O del filtrado que pasa a través del asa de Henle y de los tubos recolectores.

	<u>Modelo de contracorriente</u>	<u>Modelo de los dos solutos</u>
Asa descendente	<ol style="list-style-type: none"> 1. Permeable al Na⁺, el Cl⁻ y el H₂O 2. Filtrado hiposmótico (al empezar) 3. Salida de H₂O del filtrado por ósmosis 4. Se difunden hacia adentro el Na⁺ y el Cl⁻ 5. El filtrado se concentra cada vez más 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Permeable al H₂O; relativamente impermeable al Na⁺, el Cl⁻ y la urea 2. Filtrado isotónico (al empezar) 3. Salida de H₂O del filtrado por ósmosis 4. El filtrado se concentra cada vez más
Fondo del asa	Se alcanza la máxima concentración de sal en el filtrado	<ol style="list-style-type: none"> 1. Permeable al Na⁺, el Cl⁻; impermeable al H₂O 2. Entrada de Na⁺ y Cl⁻ al asa 3. Se alcanza la máxima concentración de sal en el filtrado
Asa ascendente	<ol style="list-style-type: none"> 1. Impermeable al H₂O 2. Transporte activo de Cl⁻ hacia afuera; difusión pasiva de Na⁺ hacia afuera 3. Disminución progresiva de la osmolalidad dentro del tubo 4. Se concentra la urea 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Impermeable al H₂O 2. Se difunden hacia afuera Na⁺ y Cl⁻, salvo en la porción superior del asa, donde hay transporte activo 3. Disminución progresiva de la osmolalidad (se abate la presión osmótica) dentro del tubo 4. Se concentra la urea
Tubo recolector	Aumenta la concentración de urea antes de la excreción	<ol style="list-style-type: none"> 1. Aumenta la concentración de urea antes de la excreción 2. Permeable a la urea 3. Parte de la urea se difunde hacia afuera 4. La hipertonicidad del tejido inducida por la urea extrae H₂O del asa de Henle

- 20.9** La producción de ADH depende de muchos factores físicos y químicos. ¿Cuál cree el lector que sea el efecto del alcohol sobre la producción de esa hormona? Dada la función homeostática de la ADH, ¿cómo supone el lector que la presión arterial alta pueda afectar la producción de ADH?

La mayor producción de ADH aumenta la permeabilidad del tubo recolector de la nefrona, permitiendo la reabsorción y retención de una mayor cantidad de agua en el cuerpo. Beber cerveza incrementa significativamente la formación de orina; esto se debe a que el alcohol reduce la producción de ADH, de modo que se reabsorbe menos agua a través de las paredes de los tubos recolectores y, por tanto, el agua no reabsorbida sale del cuerpo como orina. (Ciertos agentes como el alcohol, que inhiben la reabsorción de agua en los tubos recolectores, se denominan **diuréticos**.) La presión arterial elevada tiene el mismo efecto. Puesto que la presión arterial alta suele relacionarse con una mayor cantidad de líquido en el cuerpo, esa presión puede ser abatida mediante la excreción de líquido. Por consiguiente, las concentraciones de ADH disminuyen cuando se eleva la presión arterial. La correspondiente reducción de la

permeabilidad de las paredes del tubo recolector provoca la excreción de una mayor cantidad de agua, reduciendo así los niveles de líquido del cuerpo.

- 20.10** En un tipo de carcinoma renal llamado **feocromocitoma**, las células tumorales inducen la presencia de concentraciones extremadamente altas de aldosterona. Esto, a su vez, tiene un efecto muy peligroso sobre el cuerpo. ¿Cuál cree el lector que sea ese efecto? Explique su respuesta

Puesto que la aldosterona hace que el brazo ascendente del asa de Henle se vuelva permeable a los iones de sodio, la presencia de altas concentraciones de esa hormona provoca una migración correspondientemente importante de iones de sodio hacia el tejido que rodea al asa, de modo que la orina que ingresa en el tubo recolector está demasiado diluida. Debido a la presión osmótica correspondientemente baja de la orina, salen del tubo grandes cantidades de agua. Por consiguiente, la retención de líquido en el cuerpo aumenta en forma considerable debido a las altas concentraciones de aldosterona y, como resultado final, la presión arterial se eleva bruscamente.

Problemas complementarios

- 20.11** En la mayoría de los animales la excreción está íntimamente relacionada con a) la regulación hídrica. b) el equilibrio de sales, c) los patrones de integración neural. d) a y b. e) a y c.
- 20.12** En los protozoarios que carecen de vacuolas contráctiles los desechos nitrogenados se excretan por a) difusión directa a través de la membrana plasmática, b) tubos de Malpighi. c) degradación en el núcleo, d) fagocitosis, e) todas las opciones anteriores.
- 20.13** ¿Cuál de los siguientes órganos puede ser considerado excretorio por sus funciones? a) riñón. b) piel, c) pulmones. d) glándulas lagrimales, e) todas las opciones anteriores.
- 20.14** Una función excretoria del hígado se relaciona con su excreción de los productos de degradación de la hemoglobina. Dichos productos son a) fragmentos de RNA b) pigmentos biliares, c) partículas de ozono, d) todas las opciones anteriores, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 20.15** El proceso de filtración que ocurre en el glomérulo depende de la elevada presión de la sangre presente en ese racimo capilar. a) Verdadero, b) Falso.
- 20.16** El filtrado que se produce en la cápsula de Bowman es virtualmente isosmótico respecto al plasma sanguíneo circulante. a) Verdadero, b) Falso.
- 20.17** En los ambientes marinos y terrestres son imperativos los mecanismos de conservación de agua. En todos los casos, esto implica el uso de urea para crear una presión osmótica interna relativamente alta. a) Verdadero, b) Falso.
- 20.18** La filtración y la reabsorción selectiva son los únicos procesos que ocurren a lo largo de la nefrona. a) Verdadero, b) Falso.
- 20.19** En general no hay paso de proteínas hacia la nefrona a través de la red glomerular. a) Verdadero, b) Falso.
- 20.20** En las personas diabéticas no toda la glucosa del filtrado inicial es reabsorbida. Esto ocasiona la presencia de azúcar en la orina. a) Verdadero, b) Falso.
- 20.21** Lo más probable es que el producto nitrogenado excretorio de los peces de agua dulce sea

el ácido úrico.

a) Verdadero, b) Falso.

- 20.22 Por lo común, las asas de Henle de gran longitud se relacionan con organismos que pueden producir una orina muy concentrada, a) Verdadero, b) Falso.

- 20.23 El asa de Henle es el segmento intermedio de la nefrona de los mamíferos y de β) los peces dulceacuícolas. b) los peces marinos, c) las aves. d) los anfibios, β) ninguna de las opciones anteriores.

Respuestas

20.11 d)

20.12 a)

20.13 e)

20.14 b)

20.15 a)

20.16 a)

20.17 b)

20.18 b) (Son los principales fenómenos, pero a lo largo de la nefrona también puede ocurrir cierta secreción a partir de los vasos sanguíneos.)

20.19 a)

20.21 b)

20.22 a)

20.23 c)

20.20 a)

Hormonas y control químico

Existen dos tipos de integración en los animales. En uno de ellos —el **sistema nervioso**— se forma una red de comunicación que permite conexiones rápidas y específicas dentro del organismo. El impulso nervioso es el mecanismo de transmisión de mensajes de una región a otra. Las influencias organizadoras y directoras del sistema nervioso residen en el encéfalo y en la médula espinal del sistema nervioso central.

El tipo de integración del sistema nervioso con su "cableado", a través del cual se desplazan los impulsos siguiendo trayectorias bien definidas, se opone marcadamente al segundo tipo de integración: el **sistema endocrino**. Las **glándulas endocrinas** son estructuras secretoras localizadas que sintetizan y liberan directamente en la circulación general sustancias químicas llamadas **hormonas**. Luego, éstas se difunden por todas las partes del cuerpo y ahí producen efectos de largo alcance en una variedad de estructuras. Puesto que las hormonas sintetizadas no van a parar en conductos que se dirijan a un sitio específico, las glándulas endocrinas también se conocen como **glándulas sin conductos**.

Aunque la palabra hormona se deriva de una raíz griega que significa "excitar", algunas hormonas inhiben ciertos procesos y estimulan otros. Las hormonas ejercen sus efectos sobre las estructuras sensibles a ellas por: 1) alteración del funcionamiento génico, 2) modificación directa de las vías metabólicas o 3) control del desarrollo de órganos específicos o de sus productos secretorios. Se darán descripciones más detalladas de la acción hormonal al estudiar las glándulas endocrinas individuales. Los órganos que responden a una hormona reciben el nombre de **órganos blanco u órganos objetivo** de la hormona.

En algunos casos, la integración se logra mediante una combinación de mecanismos neurales y hormonales que operan en estrecha asociación. Tales mecanismos integran un sistema **neurohumoral** en el que las vías nerviosas ejercen sus efectos a través de la secreción de hormonas específicas denominadas **neurohumores**. Los mecanismos neurohormonales son particularmente importantes en el eje funcional que une el encéfalo y la glándula hipófisis (pituitaria).

21.1 SISTEMAS ENDOCRINOS PRIMITIVOS

En los invertebrados existen estructuras endocrinas y hormonas integradoras, aunque éstas no han sido exploradas de una manera tan intensiva como las hormonas de los vertebrados. Aunque todavía no se completa la identificación de las hormonas específicas de los invertebrados ni el estudio de sus mecanismos de acción, enseguida estudiaremos el funcionamiento endocrino de estos organismos porque nos permitirá apreciar la evolución de la acción hormonal en todo el reino animal. Los sistemas endocrinos mejor conocidos son los que se relacionan con el crecimiento y la metamorfosis de los grupos de insectos.

EJEMPLO 1 Incluso en los insectos cuyos estadios metamórficos inmaduros no son radicalmente distintos de las formas adultas hay participación de hormonas en las fases sucesivas que conducen a la madurez plena. Las primeras formas (a menudo vermiformes) se denominan **larvas**. Dado que algunos invertebrados —por ejemplo los insectos— poseen un exoesqueleto restrictivo formado por quitina dura, cada etapa de crecimiento va acompañada por un cambio de esqueleto. Este proceso de cambio de esqueletos se denomina **muda o ecdisis**. Cada etapa inmadura del viaje ontogénico (relativo al desarrollo del individuo) que culmina en la forma adulta se denomina **estadio ninfal**. La muda del último estadio larvario produce una **pupa**; durante el estadio pupal ocurren reajustes morfológicos generalizados cuya consecuencia es la aparición de un adulto maduro en la siguiente muda.

Cada muda sucesiva es inducida por una hormona llamada **ecdisona**, secretada por las **glándulas protorácicas** situadas en el primer segmento del cuerpo detrás de la cabeza (Fig. 21.1). A su vez, la producción de ecdisona es estimulada por la **hormona cerebral**, un péptido secretado por ciertas células neurosecretoras del prosencéfalo (cerebro anterior).

Aunque la ecdisona induce cada muda, son las concentraciones sanguíneas de la **hormona Juvenil**, secretada por un par de glándulas (**corpos alados**) del mesencéfalo (cerebro posterior), las que determinan cuál será el estadio que suceda a la muda. Cuando la concentración de hormona juvenil es alta, el resultado es otra fase larvaria; por el

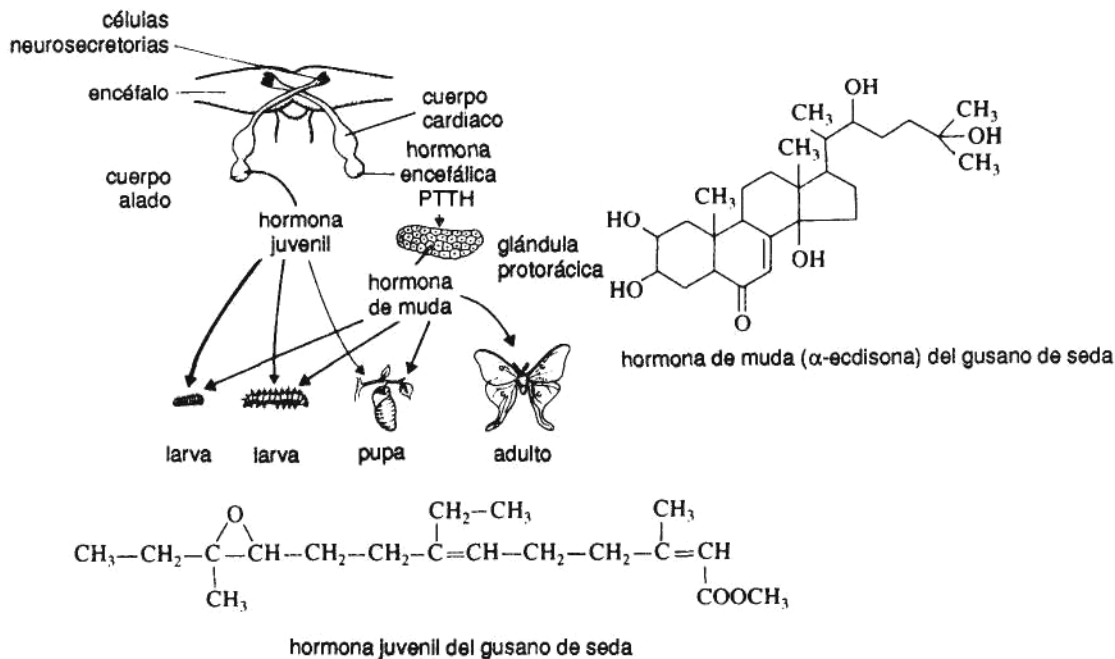


Fig. 21.1 Influencia hormonal sobre la metamorfosis de los insectos.

contrario, cuando las concentraciones de hormona juvenil se abaten da comienzo el estadio pupal. Cuando la hormona juvenil desaparece por completo, la siguiente muda produce un adulto.

EJEMPLO 2 El descubrimiento de **Insulina** —hormona que regula el metabolismo de los carbohidratos en los mamíferos y las aves— en invertebrados como las estrellas de mar condujo a la conclusión de que esa sustancia fue una primitiva **hormona alimentaria**. En los invertebrados esta hormona estimula la recolección de alimento. En los vertebrados superiores sigue funcionando como hormona alimentaria, pero lo hace de una manera más compleja. La insulina promueve en ellos el almacenamiento y el uso de carbohidratos, de modo que las concentraciones de azúcar en la sangre no se eleven demasiado durante las comidas y después de ellas.

En diversos invertebrados, las hormonas controlan **tos** ciclos sexuales y a menudo participan directamente en la oviposición. Todos los artrópodos poseen sistemas endocrinos muy extensos y que participan en el equilibrio hídrico, en la migración de pigmentos relacionada con la coloración protectora y en el crecimiento.

En general, las hormonas se consideran secreciones químicas que son producidas en una parte del organismo por una estructura endocrina especializada y que ejercen profundos efectos metabólicos en estructuras blancas ubicadas en sitios distantes del cuerpo. Además, las hormonas son eficaces en bajas concentraciones y pueden tener efectos radicalmente distintos en diferentes tejidos blanco o cuando se presentan en diversas concentraciones. Por tanto, es muy curioso que la misma hormona esté presente en distintos **organismos** y que en cada uno de ellos tenga una función distinta. Los protozoarios e incluso las bacterias producen sustancias que parecen idénticas a las hormonas de los organismos pluricelulares. Al evaluar —por medición de la oxidación de glucosa— una insulina sintetizada por *E. coli*, esta última resultó ser exactamente igual a las insulinas del caballo y del ser humano. De algunos protozoarios se han aislado hormonas hipofisarias. Dado que en esas formas unicelulares no pueden estar ocurriendo las funciones endocrinas ordinarias de tales sustancias, cabe concluir que los compuestos que surgieron en etapas previas de la evolución de la vida y que resultaron útiles para determinados tipos de comunicación celular se convirtieron posteriormente en parte del complejo endocrino que caracteriza a los vertebrados superiores.

21.2 SISTEMAS ENDOCRINOS DE LOS VERTEBRADOS

Las glándulas endocrinas de los vertebrados, en particular las de los mamíferos, han sido estudiadas muy intensamente. Su participación en el mantenimiento de la homeostasis ya fue dilucidada en considerable detalle. Algunas de esas glándulas tienen funciones exclusivamente endocrinas y producen una o varias hormonas. Otras, por ejemplo el páncreas, tienen funciones endocrinas y no endocrinas de importancia. Otros órganos, como el riñón y el hígado, intervienen principalmente en funciones no endocrinas pero también exhiben producción de pequeñas cantidades de hormonas.

En el cuadro 21.1 se enumeran las principales glándulas endocrinas de los vertebrados. El número de estas glándulas es cercano a quince; sus secreciones son de cuatro tipos básicos: 1) proteínas,* 2) péptidos menos complejos* cuyas longitudes pueden ser de sólo un aminoácido, 3) catecolaminas y 4) esteroides. En la figura 21.2 se muestra la ubicación de las principales glándulas endocrinas del cuerpo humano.

INTESTINO

La primera hormona descubierta fue una sustancia llamada **secretina**, la cual es liberada por la mucosa del duodeno cuando esta región es estimulada por el quimo ácido proveniente del estómago. W. M. Bayliss y E. H. Starling del University College de Londres demostraron (en 1901) que la liberación de secretina en el sistema circulatorio provoca el flujo de las enzimas digestivas del páncreas. Pocos años después se descubrió otra hormona digestiva, la **colecistocinina**. Esta hormona, al igual que la primera, es liberada por la mucosa duodenal y estimula el flujo de bilis desde la vesícula biliar.

ESTÓMAGO

En 1905 se descubrió que el estómago en sí puede ser un órgano endocrino. Algunos materiales parcialmente digeridos, en particular la carne, estimulan la mucosa de la porción inferior del estómago para que secreta una **hormona** llamada **gastrina**. Esta última se desplaza por el torrente sanguíneo hasta llegar nuevamente al estómago, estimulando las glándulas gástricas para que secreten jugo gástrico.

PÁNCREAS

El **páncreas** es una glándula doble que desempeña simultáneamente funciones exocrinas (a través de

conductos) y endocrinas (sin necesidad de conductos). Su producto exocrino es uno de los principales jugos digestivos, el cual llega al duodeno a través del conducto pancreático. No fue sino hasta finales del siglo xix cuando quedó claramente establecida la separación entre las funciones digestivas del páncreas y su papel como órgano endocrino. El aislamiento de la hormona que ejercía efectos tan poderosos sobre el metabolismo de los carbohidratos (desde luego se trataba de la insulina) se retrasó debido a los efectos destructivos de la tripsina pancreática sobre ella. No fue sino hasta 1922 cuando se logró aislarla a partir del páncreas de perros en la escuela de medicina de la University of Toronto. Los ingeniosos investigadores que lo lograron —Fred Banting y Charles Best— tuvieron que ligar cuidadosamente los conductos pancreáticos de muchos perros y aguardar a que se degenerara el tejido exocrino de esos páncreas. Luego extirparon lo que quedaba de ellos y manteniendo la temperatura por debajo del punto de congelación extrajeron la insulina del tejido triturado.

En el páncreas se encuentra disperso el **tejido de los islotes (Islotes de Langerhans)**, el cual contiene las células secretoras de la hormona. Las **células alfa** producen **glucagón**, cuyo efecto es aumentar la concentración sanguínea de azúcar (Cap. 15); las **células beta** sintetizan **insulina**, que al parecer es la única hormona encargada de reducir la concentración de azúcar de la sangre. En las **células delta** de los islotes de Langerhans también se produce una pequeña cantidad de **somatostatina**. Esta hormona ha sido relacionada con la inhibición del crecimiento y también funciona como modulador de la transmisión de impulsos nerviosos. En fechas recientes se demostró que la somatostatina participa en la regulación de la síntesis de insulina y glucagón. Estas dos últimas hormonas son proteínas pequeñas, mientras que la somatostatina es un péptido más sencillo.

SUPRARRENALES

Las **glándulas suprarrenales** o **adrenales** que se localizan encima del riñón (aunque en algunos vertebrados están por un lado de ese órgano) son estructuras relativamente pequeñas y constan de dos porciones bien definidas, cada una de las cuales se deriva de una capa germinal distinta. La glándula entera está envuelta por una cápsula protectora.

La **corteza suprarrenal**, que es la capa externa, surge del mesodermo y está constituida a su vez por tres capas bien delimitadas. Inmediatamente por debajo de la cápsula está la **zona glomerular**, el sitio más importante de secreción de **mineralocorticoides** como la

*Las proteínas son más que polipéptidos largos. Una sola proteína consta por lo menos de dos cadenas polipeptídicas y posee estructuras terciaria y cuaternaria. Y, desde luego, las proteínas son funcionalmente más complejas que los polipéptidos.

Cuadro 21.1 Glándulas endocrinas de los vertebrado-

Origen y hormona	Prinicipal(es)efecto(s)
Mucosa pilórlca del estómago	
Gas trina Mucosa del duodeno	Estimula la secreción de jugo gástrico
Secretina	Estimula la secreción de jugo pancreático
Colecistoclnina	Estimula la vesícula billar para que expulse la bilis
Enterogastrona Tejidos lesionados	Inhibe la secreción de jugo gástrico
Hlstamina	Aumenta la permeabilidad capilar; contrae los bronquiolos
Páncreas	Estimula la formación y el almacenamiento de glucógeno; estimula la acción de carbohidratos; inhibe la gluconeogénesis
Insulina	Estimula la conversión de glucógeno en glucosa
Glucagón	
Riñón y sangre	
Anglotensina	Estimula la vasoconstricción, provocando un aumento de la presión arterial
Testículos	Estimula el desarrollo y el mantenimiento de los caracteres y el comportamiento masculinos secundarios; los derivados anabólicos de los esferoides pueden incrementar la masa muscular (hipertrofia)
Testosterona	Estimula el desarrollo y el mantenimiento de los caracteres y el comportamiento femeninos secundarios
Ovarios	Estimula los caracteres y el comportamiento femeninos secundarios; mantiene la preñez
Estrógeno	
Progesterona	
Tiroides	
Tiroxina; triyodotironina	Estimulan el metabolismo oxidativo
Calcitonina	
Paratiroides	Impide el incremento excesivo del calcio en la sangre
Parathormona	
Timo	Regula el metabolismo del calcio y el fosfato
Timosina Médula suprarrenal	Estimula las respuestas inmunológicas eficaces en los tejidos linfoides
Adrenalina (epinefrina)	
Noradrenalina (norepinefrina)	Estimula el conjunto de reacciones denominado respuesta "de lucha o escape" De acción similar a la de la adrenalina, aunque provoca más vasoconstricción y es menos eficaz para estimular la conversión del glucógeno en glucosa
Corteza suprarrenal	Inhiben la incorporación de aminoácidos a las proteínas de los músculos y de ese modo conducen a una atrofia; estimulan la formación (a partir de compuestos que no son carbohidratos) y el almacenamiento de glucógeno; ayudan a mantener la concentración normal de azúcar en la sangre
Glucocorticoides (corticosterona, cortisona, hidrocortisona, etc.)	Regulan el metabolismo del sodio y el potasio
Mineralocorticoides (aldosterona, desoxicorticosterona, etc.)	
Hormonas sexuales corticales (adrenosterona, etc.)	Estimulan los caracteres sexuales secundarios, sobre todo los del macho
Hipotálamo	
Factores liberadores	
Oxitocina y ADH	Regulan la secreción hormonal de la hipófisis anterior
Hipófisis anterior	Estimulan a los riñones para que reabsorban agua y provocan la contracción del músculo liso, incluso el de los vasos sanguíneos.
Hormona del crecimiento	
Hormona tirotrópica	Estimula el crecimiento
Hormona adrenocorticotrópica (ACTH)	Estimula a la tiroides para que sintetice y libere T ₃ y T ₄
Hormona foliculoestimulante (FSH)	Estimula a la corteza suprarrenal para que produzca y secrete glucocorticoides
Hormona luteinizante (LH)	Estimula el desarrollo de los folículos ováricos y de los tubos seminíferos
Prolactina	Estimula la transformación de los folículos ováricos en cuerpos amarillos y la secreción de hormonas sexuales por ovarios y testículos Estimula las glándulas mamarias para que secreten leche

Cuadro 21.1 (continuación)

Origen y hormona	Prinicipal(es) efecto(s)
Hipófisis anterior (<i>continuación</i>) Hormona melanocitoestimulante	Controla la pigmentación de la piel de los vertebrados inferiores al aumentar la síntesis y la dispersión de la melanina, de modo que la piel se oscurece
Hipófisis posterior ¹ Oxitocina	Estimula a los músculos uterinos para que se contraigan y a las glándulas mamarias para que expulsen la leche
ADH	Estimula una mayor reabsorción de agua en los riñones y la constricción de los vasos sanguíneos (y de otros músculos lisos)
Apófisis Melatonina	Controla la distribución de los pigmentos y los ciclos circadianos

¹ Al parecer almacena hormonas sintetizadas por el hipotálamo.

aldosterona, el principal esteroide controlador del sodio en el ser humano (véase la Sec. 20.5). La acción primaria de la aldosterona es promover la absorción del sodio presente en el filtrado que se encuentra en el segmento distal del tubo renal, de donde pasa otra vez a la sangre. La secreción de aldosterona aumenta cuando se eleva la concentración de potasio en la sangre y, lo que es aún más importante, cuando disminuye la presión en las arteriolas que se dirigen a los glomérulos renales; por ejemplo, cuando ocurre un taponamiento de los vasos sanguíneos.

EJEMPLO 3 Cada riñón, en combinación con la sangre, integra un sistema endocrino que incrementa la presión arterial en respuesta a la oclusión de la arteria renal. Cuando se presenta ese bloqueo, la corteza renal libera una sustancia química —**renina**— que reacciona con una proteína de la sangre para formar **angiotensina**, un vasoconstrictor (Fig. 21.3). La combinación del flujo limitado y el mayor gasto cardíaco compensatorio eleva la presión arterial y de ese modo desaloja el tapón de la arteria renal. Por otra parte, la angiotensina también hace que la corteza suprarrenal secrete una mayor cantidad de aldosterona, lo que aumenta un poco más la presión arterial.

Los **glucocorticoides**, por ejemplo el **cortisol (hidrocortisona)** y la **corticosterona**, son secretados por la capa cortical intermedia o **zona fascicular**. Dichos esteroide elevan las concentraciones de azúcar en la sangre al promover dentro del hígado la degradación de proteínas a aminoácidos y la conversión de estos en glucosa. Además, una mayor concentración de glucocorticoides se relaciona con un grado considerable de degradación del tejido linfático, lo que a su vez está vinculado con una respuesta inmunológica menor. El estrés es el estímulo que desencadena inicialmente la liberación de los

glucocorticoides. Los impulsos nerviosos ocasionados por el estímulo de estrés inducen al hipotálamo, glándula endocrina situada en el encéfalo, a secretar, el **factor liberador de la corticotropina (CRF)**, del inglés *corticotropin releasing factor*. Este factor va hasta la hipófisis anterior, glándula endocrina íntimamente asociada con el hipotálamo, donde estimula la secreción de la **hormona adrenocorticotrópica (ACTH)**, del inglés *adrenocorticotropic hormone*, también llamada **corticotropina** o **adrenocorticotropina**. La ACTH induce secreción de glucocorticoides, los que a su vez ejercen un efecto de retroalimentación negativa sobre el hipotálamo y sobre la secreción de CRF y ACTH en la hipófisis anterior.

La capa más interna de la glándula suprarrenal, llamada **zona reticular**, secreta algunos corticosteroides y cantidades importantes de andrógenos masculinizantes. También se produce una pequeña cantidad de esferoides sexuales femeninos. En algunos casos, ciertos tumores presentes en la corteza suprarrenal producen un exceso de andrógenos que masculiniza excesivamente a las mujeres.

La **médula** de la glándula suprarrenal se deriva del ectodermo y no es incorrecto considerarla parte del sistema nervioso autónomo. La estimulación directa de dicho sistema la induce a secretar (en proporción de 4:1) las hormonas catecolamínicas **adrenalina (epinefrina)** y **noradrenalina (norepinefrina)**, las cuales son importantes mediadores de las respuestas de emergencia ("lucha o escape"). De hecho, sus efectos sobre los órganos del cuerpo son casi idénticos a los efectos de la estimulación simpática directa.

Debido a que las glándulas hipófisis y suprarrenales suelen participar en las respuestas a una variedad de estreses fisiológicos, se planteó el concepto de un **eje hipofiso-adrenal**. El fisiólogo canadiense Hans Selye recibió el crédito de haber postulado la teoría del **síndrome**

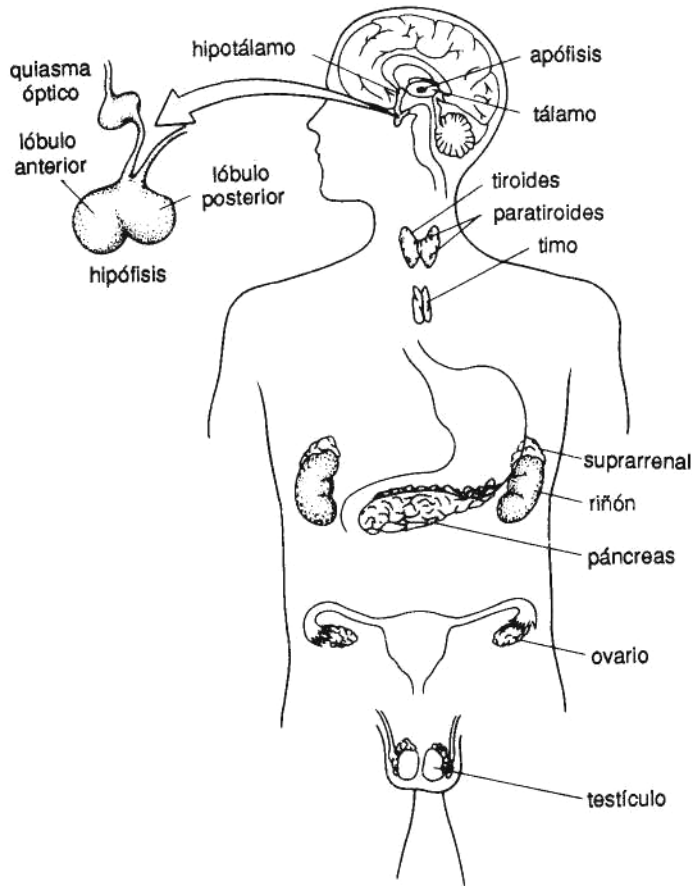


Fig. 21.2 Principales glándulas endocrinas de los seres humanos.

de adaptación general en respuesta al estrés, según la cual este síndrome se basa principalmente en una respuesta común de la hipófisis, la corteza suprarrenal y la médula suprarrenal en todos los mamíferos.

TIROIDES

La **glándula tiroides** se deriva de las hendiduras branquiales embrionarias. Sus hormonas son la **tiroxina (T_4)** y la **triyodotironina (T_3)**. Ambas forman complejos con proteínas globulares dentro de los folículos (sacos hinchados) de la tiroides y en ese estado se denominan tiroglobulina, un coloide viscoso en cuya forma se almacena la hormona. En presencia de **tirotrópina** (también llamada **hormona tiroideoestimulante** o **TSH**, del inglés *thyroid-stimulating hormone*), la cual es secretada por la hipófisis anterior, la tiroglobulina es hidrolizada y los folículos liberan T_4 y T_3 en el torrente sanguíneo, el cual las conduce hasta diversos órganos blanco. La TSH también

hace que las células de los folículos tiroideos crezcan y se multipliquen, con el resultado consecuente de una mayor producción de hormonas tiroideas. A su vez, la liberación de TSH por la hipófisis es inducida por la **hormona liberadora de la tirotrópina (TRH)**, del inglés *thyrotropin releasing hormone*) secretada por el hipotálamo. Conforme se elevan las concentraciones sanguíneas de las hormonas tiroideas en respuesta a la TSG, un mecanismo de retroalimentación negativa empieza a inhibir la síntesis de TSH en la hipófisis anterior y de TRH en el hipotálamo, de modo que las concentraciones de hormonas tiroideas empiezan a descender.

Uno de los efectos de las hormonas tiroideas es influir sobre la tasa de oxidación de los carbohidratos en el cuerpo y, por consiguiente, sobre la cantidad de calor que produce el cuerpo. (El nivel basal de oxidación se denomina **tasa metabólica basal** o TMB.) El consumo de oxígeno aumenta gracias a una mayor síntesis de las enzimas que participan en la glucólisis y en el ciclo de Krebs y al desacoplamiento de la fosforilación oxidativa.

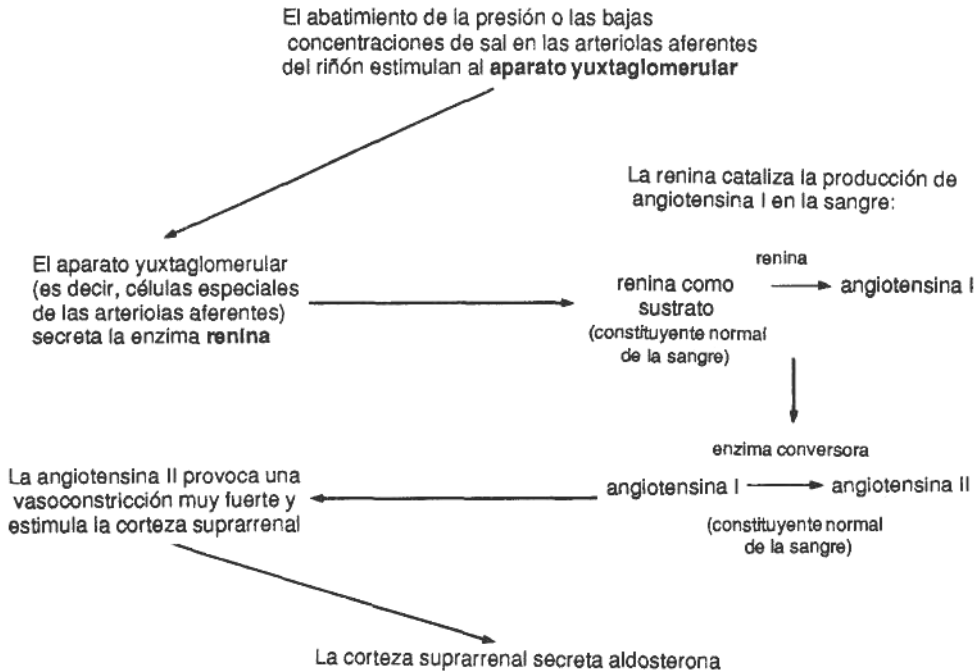


Fig. 21.3 Sistema de la renina-angiotensina.

Este desacoplamiento se realiza mediante una hinchazón de las mitocondrias inducida por la hormona tiroidea; tal hinchazón afecta el delicado aparato subcelular que relaciona el transporte de electrones con la formación de ATP (véase la explicación de la quimioósmosis en el capítulo 5). Puesto que no se está formando ATP, la oxidación de los procesos oxidativos es mínima o nula y tiene por resultado un incremento del tráfico a lo largo de la cadena de transporte de electrones.

Las hormonas tiroideas también son fundamentales para el desarrollo y la maduración sexual de todas las especies de vertebrados. En particular, son indispensables para la maduración del encéfalo y de otras estructuras del sistema nervioso central. En vertebrados como los anfibios, la tiroides no sólo regula el crecimiento y la maduración sexual, sino también la metamorfosis.

Desde 1876 los investigadores se percataron de que, en la glándula tiroides, existe un segundo tipo celular aparte de las células foliculares que constituyen la capa epitelial. Fue poco lo que se supo acerca de la función de esas células hasta 1962, cuando se descubrió que son fuente de **calcitonina**, un polipéptido que disminuye las concentraciones sanguíneas de calcio. En vista de su producto hormonal, esas células recibieron el nombre de **células C**.

PARATIROIDES

Como su nombre indica, las **glándulas paratiroides** están embebidas en la tiroides y existen dos en cada lado. Las **células principales** de la paratiroides secretan una hormona polipeptídica llamada **parathormona**, la cual es un regulador primario de las concentraciones de calcio y fosfato en la sangre. La parathormona actúa de dos maneras:

1. Hace que tejidos tan diversos como los tubos renales, el hueso y los intestinos liberen calcio en el torrente sanguíneo. En cuanto al hueso, conforme el material mineralizado va degradándose se liberan calcio y fosfato.
2. Aunque promueve la reabsorción de calcio hacia la arteriola eferente de los tubos renales, facilita la excreción de fosfato mediante la orina.

Por tanto, la parathormona tiende a elevar las concentraciones de calcio y a reducir las de fosfato en el plasma.

El calcio desempeña una función regulatoria universal en términos de funcionamiento neuromuscular, permeabilidad de la célula y las membranas intracelulares, control de las reacciones hormonales y enzimáticas y coagulación de la sangre.

TIMO

El funcionamiento endocrino del **timo** se conoce de tiempo atrás. Actualmente se sabe que la hormona **timosina** secretada por esa glándula se encarga de inducir la maduración funcional de los linfocitos en desarrollo.

GÓNADAS

El funcionamiento endocrino de las **gónadas** se relaciona íntimamente con sus funciones sexuales. Los esteroides **andrógenos** (masculinizantes) de los **testículos** se encargan del desarrollo de las características sexuales secundarias de los machos. El principal andrógeno es la **testosterona**.

Los esteroides sexuales femeninos sintetizados por el ovario son los **estrógenos** (sobre todo **estradiol**) y la **progesterona**. Los estrógenos se encargan de iniciar y mantener las características sexuales secundarias de la hembra y de iniciar los ciclos menstruales o estrales. Como su nombre lo señala, la progesterona prepara el aparato reproductor para el embarazo. También es el principal ingrediente de las píldoras anticonceptivas, ya que impide la ovulación. Las fluctuaciones de la concentración de esteroides sexuales en los ovarios se encargan de los cambios periódicos del aparato reproductor femenino durante los ciclos menstrual y estral. Como se vio en el capítulo 12, tales cambios en las concentraciones hormonales del ovario son mediados a su vez por las hormonas del hipotálamo y la hipófisis anterior.

HIPÓFISIS

La **glándula hipófisis** o **pituitaria** consta de un lóbulo posterior y otro anterior. La **hipófisis posterior** surge como una proliferación en el lado inferior del hipotálamo y sus funciones son principalmente neuronales. Esta región hipofisaria no produce hormona alguna, sino que recibe, almacena y finalmente libera dos hormonas peptídicas sintetizadas por el hipotálamo: **oxitocina**, que provoca la contracción de los músculos uterinos durante el parto y la expulsión de la leche en las hembras en lactancia y **hormona antidiurética (ADH)**, del inglés *antidiuretic hormone*), la cual hace que el cuerpo reabsorba el agua de la orina.

El **lóbulo anterior** se deriva del epitelio faríngeo como una invaginación llamada **saco de Rathke**. La estructura secretora de hormonas, llamada **adenohipófisis**, se localiza precisamente en la hipófisis anterior. Dicha estructura produce hormonas primarias y **trópicas** (hormonas que inducen a otras glándulas endocrinas para que liberen sus hormonas).

Las principales hormonas de la adenohipófisis son: **hormona del crecimiento (GH)**, del inglés *growth hormone*), **prolactina**, **hormona melanocitoestimulante**

(**MSH**, del inglés *melanocyte-stimulating hormone*) y una variedad de **endorfinas y encefalinas**. Desde luego, la hormona del crecimiento regula el crecimiento; sin embargo, un exceso de GH al comienzo de la vida produce **gigantismo**. El exceso en la edad madura se traduce en formación anormal del hueso, ya que el crecimiento longitudinal de los huesos es limitado. Esas malformaciones por proliferación ósea constituyen lo que se llama **acromegalia**. La prolactina tiene efectos muy extensos en varios vertebrados, sobre todo en el equilibrio de los líquidos y los electrolitos. En los mamíferos interviene principalmente en la secreción de la leche. La MSH participa en la regulación de las células pigmentarias de la piel de algunos vertebrados, pero aún no se esclarece por completo su función en los mamíferos. Al parecer, las endorfinas y encefalinas derivadas del rompimiento de una voluminosa molécula hipofisaria precursora funcionan como inhibidores del dolor.

La hipófisis anterior se conoce también como glándula maestra porque, como ya se vio, además de diversas hormonas primarias también secreta las hormonas **trópicas** que controlan la secreción de muchas de las otras glándulas endocrinas. Entre esas hormonas trópicas están la TSH, la ACTH, la **hormona foliculoestimulante (FSH)**, del inglés *follicle-stimulating hormone*) y la **hormona luteinizante (LH)**, del inglés *luteinizing hormone*).

HIPOTÁLAMO

El hipotálamo es una parte del encéfalo situada justo por arriba de la hipófisis. Es ahí donde muchos de los estímulos sensoriales del sistema nervioso se convierten en respuestas hormonales. El hipotálamo efectúa esas funciones de dos maneras, lo cual refleja su doble relación con la hipófisis.

El hipotálamo está conectado con el lóbulo posterior mediante un pedúnculo a través del cual corren nervios. Se cree que la oxitocina y la ADH son sintetizadas en el hipotálamo y que descienden por los nervios hacia el lóbulo posterior de la hipófisis, donde son almacenadas. Ambas hormonas son expulsadas de su lugar de almacenamiento por los impulsos nerviosos provenientes del hipotálamo.

Aunque el hipotálamo no forma parte estructural del lóbulo anterior está conectado con él mediante un sistema capilar poco común. Los capilares que parten del hipotálamo se fusionan para integrar varias venas; sin embargo, a diferencia de casi todas las venas, no descargan su contenido en conductos venosos de calibre cada vez mayor. Por el contrario, ingresan en la hipófisis anterior y se dividen nuevamente para formar un segundo lecho capilar antes de volver a reunirse y desembocar en el sistema venoso normal. Ya se estudiaron varias de las hormonas liberadoras sintetizadas por el hipotálamo

Cuadro 21.2 Hormonas hipotalámicas liberadoras*

Nombre de la hormona	Abreviatura
Hormona liberadora de la corticotropina	CRH
Hormona liberadora de la tiotropina	TRH
Hormona liberadora de la hormona luteinizante	LH-RH
Hormona liberadora de la hormona foliculoestimulante	FSH-RH
Hormona liberadora de la hormona del crecimiento	GH-RH
Hormona inhibidora de la liberación de la hormona del crecimiento	GH-RIH
Hormona inhibidora de la liberación de la prolactina	PRIH
Hormona liberadora de la prolactina	PRH
Hormona inhibidora de la liberación de la hormona melanocortestimulante	MRIH
Hormona liberadora de la hormona melanocitoestimulante	MRH

También llamados *factores de modo* que en otros libros las abreviaturas pueden terminar con F en vez de con H.

(Cuadro 21.1). Los impulsos nerviosos que van hacia el hipotálamo o que provienen de él provocan la secreción de esas hormonas liberadoras, las cuales ingresan luego en el sistema capilar de la glándula y se dirigen hacia el lecho capilar de la hipófisis anterior, donde estimulan la liberación de su hormona trópica particular.

APÓFISIS

La **glándula apófisis** o **pineal**, ubicada dentro del cráneo, fue relacionada hace tiempo con el mito de un misterioso "tercer ojo". A principios de la década de 1950 se estableció una clara relación entre el funcionamiento de la apófisis y la duración proporcional del día y de la noche. En algunos vertebrados inferiores la distribución de los pigmentos en las células pigmentarias depende de una hormona apofisaria llamada **melatonina**. Esta hormona se encarga de aclarar la piel cuando el entorno está bien iluminado y de oscurecerla en condiciones de poca iluminación u oscuridad. En muchos vertebrados, incluso en los mamíferos, la melatonina puede participar en el mantenimiento de los ritmos circadianos, es decir, las alteraciones fisiológicas cíclicas que ocurren normalmente dentro de un lapso aproximado de 24 horas.

TEJIDOS LESIONADOS

Cualquier tejido lesionado se comporta como glándula endocrina al liberar **histaminas**. Estas hormonas relajan los músculos de los vasos sanguíneos, con lo que aumenta la permeabilidad de estos últimos, y eso permite que los elementos del sistema inmune lleguen al sitio dañado.

PROSTAGLANDINAS

Otro grupo de sustancias químicas, las **prostaglandinas**, sintetizadas por casi todas las células del cuerpo, también exhiben características hormonales. Aunque se trata de ácidos grasos modificados que por lo general sólo tienen efectos locales y se destruyen rápidamente, cumplen con una variedad de funciones regulatorias y pueden ejercer sus efectos a larga distancia, lo que las asemeja a las hormonas. A partir del descubrimiento de las prostaglandinas en el aparato reproductor masculino se han identificado tres clases generales de ellas: **PGA**, **PGE** y **PGF**. Se sabe que los derivados de la PGA abaten la presión arterial y pueden actuar directamente sobre el músculo liso de los vasos sanguíneos. Los compuestos tipo PGE influyen sobre la secreción de ácidos en el estómago y han sido señalados como factores en las reacciones febriles. La capacidad antiinflamatoria de sustancias como la aspirina o el Indocin (indometacina) se deben a que éstas inhiben la formación de PGE. Diversos componentes del grupo PGF intervienen en las respuestas del aparato reproductor y se utilizan clínicamente para inducir labor de parto.

21.3 MECANISMO DE ACCIÓN DE LAS HORMONAS

Las hormonas ejercen sus efectos directa o indirectamente sobre sus tejidos blanco mediante una alteración de la actividad metabólica de células específicas o por interacción con el genoma para encender o apagar genes o para modular su actividad. A fin de realizar estas actividades fisiológicas, la hormona debe penetrar en la célula

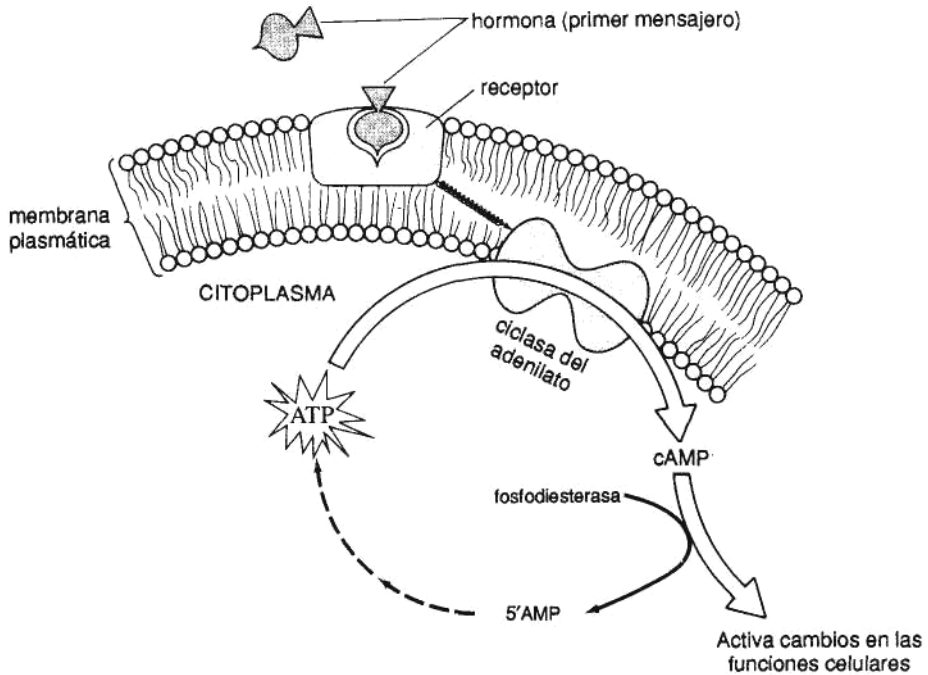


Fig. 21.4 Modelo del segundo mensajero.

o poner en marcha una serie de fenómenos químicos desde un punto de fijación en la membrana celular. Algunas hormonas pueden pasar directamente a través de las membranas delimitantes e internas de la célula, mientras que otras pasan a lo largo de conductos preexistentes o crean nuevos conductos después de adherirse a la célula.

Muchas hormonas se fijan a receptores específicos presentes en las membranas celulares de células objetivo e invocan la ayuda de lo que se denomina un **mensajero secundario**, es decir, un "cómplice" situado en el citoplasma de la célula. Se sabe que los iones de calcio funcionan como mensajeros secundarios. El **AMP cíclico (cAMP)** es otra de esas moléculas (Fig. 21.4). Cuando una hormona (primer mensajero) se adhiere a un receptor, hace que la enzima **ciclasa del adenilato** convierta ATP en cAMP. Luego, este cAMP activa o desactiva ciertos sistemas enzimáticos específicos de cada célula en particular, realizando de ese modo la función de la hormona adherida. Posteriormente, la **fosfodiesterasa** degrada el cAMP a AMP sencillo, terminando así la acción hormonal. Luego, el AMP es reciclado a ATP. Con frecuencia, el segundo mensajero activa enzimas que forman parte de un sistema cuyo último paso produce la acción final de la hormona. Por lo común, este mecanismo de acción hormonal es más veloz que los mecanismos que implican una modulación del genoma. La

modulación de la actividad génica puede consistir en un incremento de la transcripción o de la traducción. En general, los esteroides —por ejemplo los glucocorticoides— se unen a una proteína receptora presente en el citoplasma y el complejo resultante ingresa en el núcleo, donde ocurre el efecto sobre el aparato genético (Fig. 21.5). La fijación diferencial de esos complejos hormonales a la cromatina de los distintos tipos de células puede explicar la especificidad de la acción hormonal. En el caso de ciertas hormonas, por ejemplo la **tiroxina**, la fijación puede ser a un receptor proteínico ubicado dentro del propio núcleo en vez de a un receptor citoplásmico.

EJEMPLO 4 Se cree que las hormonas tiroideas penetran directamente en el núcleo, donde interactúan con un receptor nuclear que luego produce cambios en la actividad de ciertos genes de los tejidos sensibles. Se tienen pruebas de la existencia de muchos receptores nucleares tiroideos, incluso uno en el tejido nervioso. Puesto que el sistema nervioso es relativamente refractario a los efectos metabólicos (incremento del consumo de oxígeno) de la hormona tiroidea, fue una sorpresa descubrir esos receptores en el encéfalo y la médula espinal. Al parecer, algunos de los receptores tiroideos se relacionan con los productos de los oncogenes y se tienen pruebas de que hay semejanzas estructurales entre los receptores de las hormonas esteroides y las hormonas tiroideas.

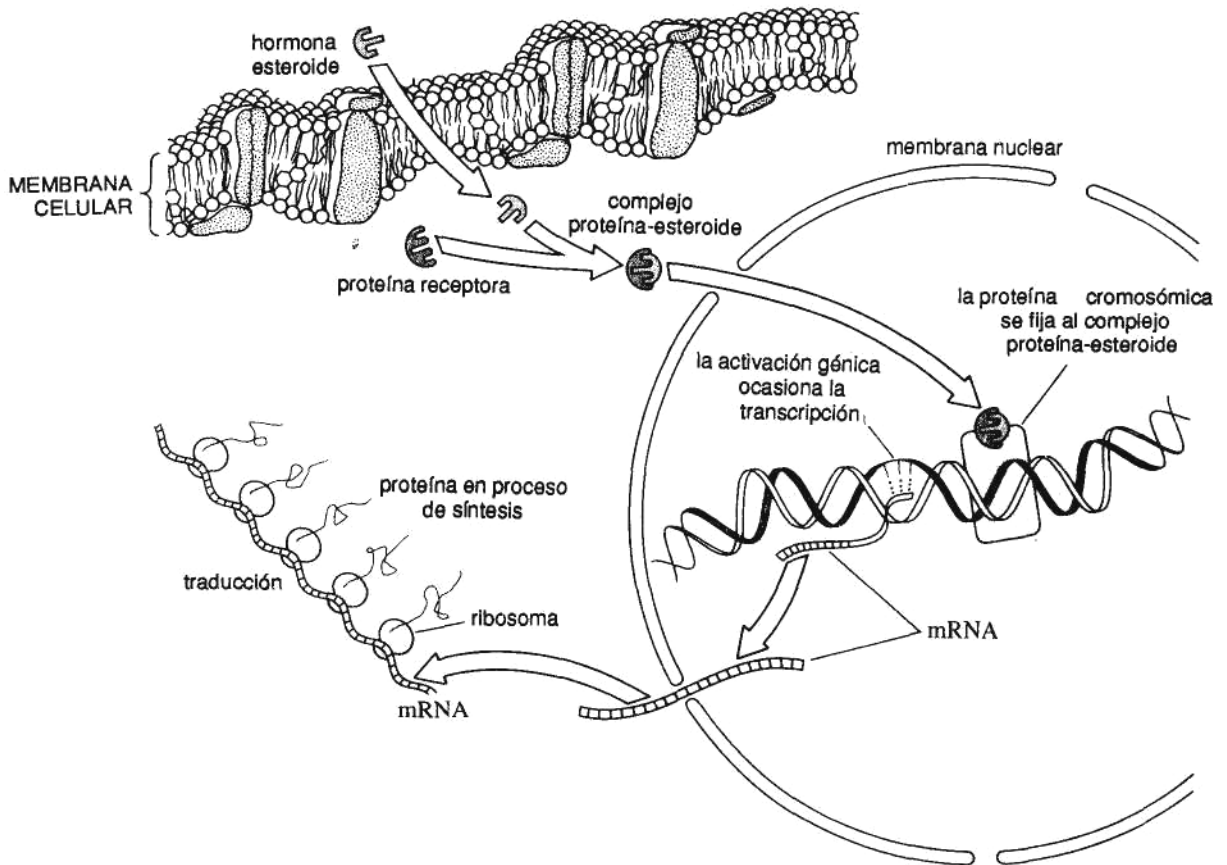


Fig. 21.5 Activación génica por una hormona. La hormona cruza la membrana plasmática y forma un complejo con una proteína receptora en el citoplasma. Este complejo entra en el núcleo y se adhiere a una proteína cromosómica, induciendo de ese modo a un gen específico para que transcriba su código a un mRNA. El mRNA sale del núcleo y es traducido en una proteína por el tRNA del citoplasma.

Problemas resueltos

21.1 ¿En qué se diferencian las hormonas de las enzimas?

Tanto las hormonas como las enzimas son eficaces en pequeñas cantidades y no se consumen en los muchos procesos metabólicos sobre los que influyen o a los que dan comienzo. Sin embargo, ahí terminan sus semejanzas. En casi todos los casos las enzimas son proteínicas (aunque se tienen algunas pruebas de que hay actividad enzimática en un tipo de RNA), mientras que las hormonas pueden ser proteínas, péptidos más cortos, aminoácidos sencillos y sus

derivados, o esferoides. Las enzimas pueden ser sintetizadas dentro de la célula para que actúen dentro de ella o bien son secretadas al exterior mediante mecanismos de transporte activo; incluso corren a través de conductos hasta un sitio específico. Las hormonas son secretadas directamente en el torrente sanguíneo y se distribuyen por todo el cuerpo, en el cual pueden ejercer sus efectos sobre diversos tejidos blanco.

En general, las enzimas son muy específicas y catalizan un solo tipo de reacción. Por el contrario, las hormonas tienen una variedad de efectos,

algunos de los cuales son muy marcados. Por otra parte, las hormonas exhiben actividades muy diferentes en los distintos tejidos del mismo organismo o tienen diferentes efectos en organismos diversos. Por lo general esto no ocurre en las enzimas.

Las hormonas controlan sus propias concentraciones mediante mecanismos de retroalimentación negativa en los que participan hormonas trópicas y los factores liberadores del hipotálamo; esto no tiene paralelo alguno entre las enzimas.

- 21.2 ¿Qué cree el lector que sucedería si a un insecto se le extirpara el cuerpo alado durante el primero o segundo estadios inmaduros? (Suponga que el insecto tiene cuatro estadios inmaduros.)

Cuando se realizó esta operación en la larva del jején, la siguiente muda dio por resultado una pupa y en la muda subsecuente apareció el jején adulto.

- 21.3 ¿Cuáles pueden ser otras causas de diabetes aparte de la falta de producción de insulina en las células beta de los islotes de Langerhans?

La incapacidad de producción de cantidades suficientes de insulina es una de las principales causas de diabetes, mas no la única. En algunos casos hay producción de cantidades suficientes de insulina pero el cuerpo no responde a ella. Uno de los factores puede ser la incapacidad de mantener un número suficiente de receptores de la insulina en las membranas de los tejidos blanco o algún defecto relacionado con la viabilidad de dichos receptores. En los casos de obesidad es frecuente observar incapacidad de adherencia de la insulina.

En ciertos casos, el cuerpo puede producir una insulinasa anormal que destruye la insulina a gran velocidad. En la diabetes clínica no se han señalado como factor las vías usuales de degradación de la insulina. La producción de anticuerpos contra la insulina puede bloquear la hormona; la diabetes de ese origen puede ser clasificada como enfermedad autoinmune.

En muchos animales se ha inducido diabetes experimental mediante inyección de medicamentos como el aloxano o la estreptozocina. Esas sustancias destruyen el tejido de los islotes. Algunos investigadores especulan que la destrucción viral del tejido de los islotes puede ser la causa de la diabetes Juvenil (diabetes dependiente de la insulina), una forma particularmente grave de la enfermedad en comparación con la diabetes de la madurez (diabetes no dependiente de la insulina). Ese virus puede producir una reacción autoinmune que luego provoca la destrucción de la hormona.

- 21.4 ¿Por qué los diabéticos no se mejoran al administrarles insulina por la vía oral?

La insulina es una pequeña proteína con peso aproximado de 5000 daltons. Se deriva de un precursor

de mayor tamaño (zimógeno) que es partido enzimáticamente para dar origen a un par de cadenas polipeptídicas unidas por medio de puentes de disulfuro (S—S). Si la Insulina es administrada por la vía oral, las enzimas digestivas proteolíticas la degradan. Por eso es necesario inyectar la insulina. Ya existe una técnica que permite inyectar automáticamente dosis diarias de insulina a las personas diabéticas. También existen fórmulas insulínicas que se inyectan una vez cada 24 horas, ya que durante ese tiempo ocurre una absorción lenta de la hormona. Estos descubrimientos clínicos simplifican el problema de mantenimiento que enfrentan las personas diabéticas.

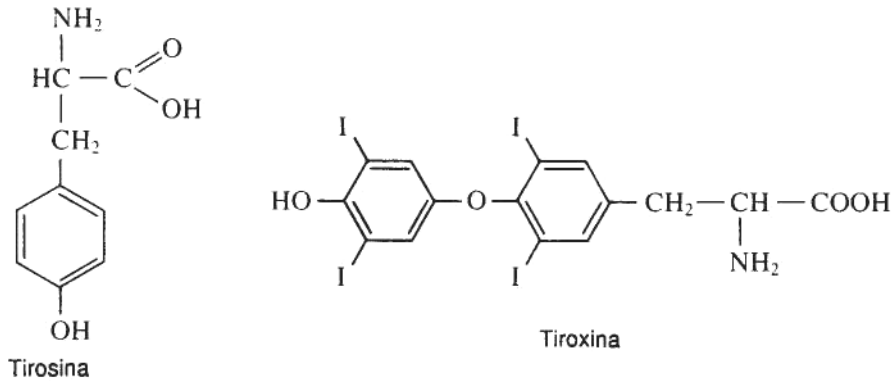
- 21.5 Las fibras neurohumorales del encéfalo parecen funcionar como parte del sistema nervioso y, no obstante, sus efectos se logran finalmente a través de la síntesis de sustancias humorales que se comportan como hormonas a pesar de las cortas distancias que recorren para inducir sus efectos. ¿Cabe la posibilidad de asegurar que la médula suprarrenal forma parte en realidad del aparato neural?

En el caso de la médula suprarrenal se enfrenta una marcada dificultad para distinguir entre el funcionamiento endocrino y el neural. En primer lugar, la médula suprarrenal se deriva del ectodermo. Esta es la capa germinal de la que se deriva todo el sistema nervioso. En segundo lugar, la médula suprarrenal se moviliza junto con el sistema nervioso simpático durante los periodos de estrés o de amenaza para el organismo. Los nervios asociados con el aparato simpático logran sus efectos mediante la secreción de noradrenalina por sus terminaciones en la vecindad inmediata de los órganos blanco. La médula suprarrenal puede ser comparada con una enorme terminación neural simpática que secreta las catecolaminas noradrenalina y adrenalina en el sistema circulatorio, a través del cual se extiende y prolonga la respuesta general de lucha o escape.

- 21.6 En la figura 21.6 se presentan el aminoácido tirosina y la hormona tiroxina. La tirosina es un precursor de la tiroxina. ¿Cuáles pasos diría el lector que existen entre el precursor y el producto final?

En primer lugar, la tiroxina es doblemente yodada para formar diyodotirosina. (El tejido tiroideo toma de la sangre los iones yoduro y los convierte en yodo elemental para unirlos más tarde a la tirosina.) La condensación y modificación de dos moléculas de diyodotirosina produce tiroxina (T_4). Es probable que la triyodotironina (T_3) sea resultado de la pérdida de un solo yodo dentro de la estructura de la tiroxina. La tirosina también es la materia prima para la síntesis de las catecolaminas noradrenalina y adrenalina.

- 21.7 El mixedema es una condición patógena ocasionada por baja actividad de la glándula tiroides



21.6 Tirosina y tiroxina.

(**hipotiroidismo**) durante la edad adulta. Este trastorno tiene como síntomas una TMB baja, disminución de la agudeza mental, entorpecimiento, aumento de peso e hinchazón característica de las capas de tejido superficiales. El nombre se debe a la acumulación de moco (*myxo* significa "moco") en el líquido edematoso. Sin embargo, la hiposecreción de hormona tiroidea es más grave cuando se presenta en los primeros años de vida. Esto produce **cretinismo**, trastorno en el que el crecimiento se inhibe marcadamente, el desarrollo sexual es deficiente y se observa un grave retraso mental.

Dados los síntomas del hipotiroidismo, ¿cuáles cree el lector que sean los síntomas del ft/pertiroidismo?

No es sorprendente que los individuos con tiroides hiperactivas (**enfermedad de Graves**) exhiban muchos síntomas opuestos a los del hipotiroidismo. Su TMB es elevada y casi no toleran el calor. Son muy nerviosos e hiperactivos y, en general, pierden mucho peso. Además pueden sufrir **exoftalmía**, trastorno consistente en que los globos oculares asoman notablemente por fuera de las cuencas.

21.8 En países donde el consumo de yodo con los alimentos es insuficiente es muy común el **bocio**, trastorno que consiste en un excesivo crecimiento de la tiroides. ¿Cuáles cree el lector que sean los fenómenos que conducen a la aparición del bocio?

En ausencia de yodo no pueden producirse ni tiroxina ni triyodotironina. Las bajas concentraciones de esas hormonas tiroideas en la sangre hacen que la hipófisis anterior produzca grandes cantidades de TSH, de modo que sin los efectos de retroalimentación negativa de la T_4 y la T_3 la hipófisis sigue

produciendo TSH ininterrumpidamente. Puesto que el efecto de la TSH es incrementar el tamaño y el número de las células foliculares de la tiroides, lo que tiene por objeto la producción de la hormona tiroidea, las concentraciones excesivas de TSH provocan hipertrofia e hiperplasia de las células y eso se traduce en una tiroides anormalmente voluminosa.

Varios compuestos (**bociógenos**) inhiben la producción de hormona tiroidea y conducen a la aparición de bocio. La **tiourea** es un bociógeno que se ha utilizado con frecuencia para inducir bocio experimental en animales.

21.9 La hormona tiroidea desempeña un papel regulatorio significativo en todos los vertebrados, mas no es indispensable para la vida. Entonces, ¿por qué mueren casi todos los mamíferos al extirparles la tiroides? (Pista: piense en todo lo que es extirpado junto con la tiroides)

Al eliminar la tiroides también se pierden las paratiroides. En vista de las diversas funciones importantes del calcio en el cuerpo, la eliminación de las paratiroides, que son indispensables para el mantenimiento del equilibrio del calcio, conduce poco después a la muerte.

21.10 Enumere las hormonas secretadas por las hipófisis anterior y-posterior.

Hipófisis posterior: oxitocina y hormona antidiurética. Hipófisis anterior: hormona del crecimiento, prolactina, hormona melanocitoestimulante, endorfinas, encefalinas, hormona tirodoestimulante, hormona adrenocorticotrópica, hormona foliculoestimulante y hormona luteinizante.

21.11 Algunos opiáceos sintéticos como la morfina y la codeína deben sus efectos analgésicos a que se adhieren a receptores especiales del encéfalo.

Los científicos se preguntaron durante mucho tiempo cómo podían existir receptores para esos opiáceos sintéticos si estos no eran parte de la historia evolutiva de los mamíferos. ¿De qué manera la existencia de las endorfinas y las encefalinas puede ayudar a esclarecer ese misterio?

Las endorfinas y encefalinas son analgésicos naturales. Así, los receptores encefálicos se formaron evolutivamente para adherirse a estos "opiáceos". Los opiáceos sintéticos son similares estructurales de esos analgésicos naturales y eso les permite adherirse a los receptores especiales del encéfalo.

- 21.12** La regulación de los ciclos menstrual y estral es un magnífico ejemplo de la integración de la acción hormonal que se observa en los mamíferos. Explique *brevemente* las interacciones hormonales participantes (Cap. 12).

La hormona hipotalámica liberadora de la FSH hace que la hipófisis anterior secrete FSH, la que a su vez provoca el desarrollo del folículo ovárico y la producción subsecuente de estrógenos. Las concentraciones cada vez mayores de escógenos acaban por hacer que el hipotálamo deje de producir la hormona liberadora de la FSH y que aumente la secreción de la hormona liberadora de la LH. Esto estimula a la hipófisis anterior para que libere la LH, que a su vez promueve la ovulación y el desarrollo del cuerpo amarillo. El cuerpo amarillo empieza la secreción de progesterona. La progesterona inhibe la producción de la hormona liberadora de la FSH, de modo que no se preparan nuevos folículos; sin embargo, cuando no hay fecundación la progesterona empieza a inhibir a la hormona liberadora de la LH. Esto hace que el cuerpo amarillo se degenera y se reduzcan las concentraciones de progesterona. Una vez abatidos los niveles de progesterona se suspende la inhibición de la síntesis de hormona liberadora de la FSH en el hipotálamo, de modo que la hipófisis puede liberar FSH y de ese modo empieza el desarrollo de un nuevo folículo.

- 21.13** El hipotálamo sirve como un transductor que convierte impulsos eléctricos en respuestas hormonales. Mencione otras dos glándulas endocrinas que secreten hormonas en respuesta al estímulo nervioso directo.

La médula suprarrenal y la hipófisis posterior.

- 21.14** El sistema circulatorio entre el hipotálamo y el lóbulo anterior de la hipófisis es muy especial. ¿En qué aspecto? Explique la utilidad de esa disposición y cite otras dos estructuras en que ya la habíamos encontrado.

La disposición de los vasos sanguíneos entre el hipotálamo y el lóbulo anterior (la prominencia media)

es inusitada porque después de que las arteriolas del hipotálamo formaron capilares, las venas del lado distal no vierten su contenido en conductos cada vez más gruesos, sino que forman un segundo lecho capilar en el lóbulo anterior. Este sistema capilar doble permite al torrente sanguíneo recoger sustancias (hormonas liberadoras en el caso del sistema endocrino) en un sitio específico (el hipotálamo) y descargarlas en una segunda región específica (el lóbulo anterior). El sistema porta hepático cumple la misma función y también se observa esto en el glomérulo y en los capilares peritubulares del riñón, aunque en el orden inverso (la sustancia sale primero del sistema circulatorio y luego retorna a él).

- 21.15** Existen por lo menos trece hormonas que utilizan el AMP cíclico como segundo mensajero a fin de realizar sus funciones. Puesto que dichas funciones son distintas, ¿cómo supone el lector que todas esas hormonas puedan usar el mismo intermediario para cumplirlas?

Existe un primer nivel de especificidad basado en el hecho de que las hormonas específicas sólo pueden adherirse a receptores muy específicos. Por tanto, únicamente las células portadoras de los receptores pueden fijarlas y quedar sujetas a la acción hormonal subsecuente. La posición del receptor llega incluso a determinar partes específicas de una célula específica. El segundo nivel de especificidad se debe a que, si bien el cAMP tiene la capacidad de estimular diversas enzimas, sólo encuentra sistemas enzimáticos específicos en cada uno de los tipos celulares diferenciados.

- 21.16** Las hormonas que actúan en concierto son la principal fuerza integradora de la homeostasis a largo plazo. Ya estudiamos tres mecanismos primarios de interacción de las hormonas para el control de sus propias concentraciones. Exponga cada uno de ellos y sugiera otras formas de regulación de las concentraciones hormonales.

En primer lugar, varias hormonas ejercen acciones **antagónicas** mutuas, de modo que el cuerpo puede ir de un extremo a otro al incrementar la liberación de una hormona que se oponga a su antagonista. Cuando se acumulan altas concentraciones de insulina y se desploman los niveles de azúcar, la secreción de adrenalina, glucagón y otras hormonas **hiperglucémicas** impulsa rápidamente el aumento de las concentraciones de **azúcar** en la sangre para llevarlas otra vez a su punto de equilibrio. Los conjuntos hormonales antagonistas no bastan por sí solos para mantener el equilibrio homeostático, pero lo posibilitan a través de mecanismos de retroalimentación negativa.

El segundo mecanismo de control del sistema endocrino se relaciona con las **hormonas** trópicas, secretadas por la hipófisis anterior, que estimula la

actividad de otras glándulas endocrinas. Existen cerca de ocho hormonas trópicas que se relacionan de modo "o tú o yo" con otra hormona, de manera que la concentración de la hormona trópica tiende a elevarse cuando el nivel de la hormona primaria desciende o cuando la glándula endocrina específica tiene que incrementar su actividad. Las altas concentraciones de la hormona primaria tienden a suprimir la liberación de la hormona trópica. Este tipo de retroalimentación negativa asegura la homeostasis de los niveles hormonales.

Un tercer mecanismo de control de la producción hormonal se basa en el hipotálamo. Se han aislado hasta 10 factores que estimulan la hipófisis para que secreta sus hormonas trópicas. Cada uno de esos factores se conoce como una **hormona liberadora**; por ejemplo, la hormona liberadora de la hormona folículo-estimulante (FSH-RH, del inglés *follicle-stimulating hormone releasing hormone*). Estas hormonas son secretadas por una región del hipotálamo llamada **prominencia media**. Los capilares de esa zona recogen los factores liberadores y los transportan una corta distancia hasta la hipófisis anterior, donde estimulan la liberación de sus hormonas trópicas respectivas. Las concentraciones de la hormona primaria en circulación pueden ejercer un efecto de retroalimentación negativa sobre las hormonas liberadoras y las hormonas trópicas que salen directamente de la hipófisis. Las hormonas

liberadoras hipotalámicas suelen ser oligopéptidos de menos de 10 aminoácidos de longitud.

Otros factores pueden determinar la cantidad de hormona activa que llega al tejido objetivo. En algunos casos la hormona debe ser modificada para que pueda ejercer su efecto. Por ejemplo, la insulina es sintetizada como una larga cadena sencilla que debe ser modificada y partida en dos cadenas que luego se unen entre sí. La interferencia de este proceso de modificación puede bloquear o disminuir las funciones insulínicas. El transporte de la hormona hacia el exterior de la célula, por lo regular dentro de gránulos cubiertos, puede ser otro factor de bloqueo o de incremento de las concentraciones de la hormona. Quizá también las proteínas plasmáticas que participan en el transporte de cada hormona dentro, de la sangre sean otro mecanismo de modulación de la disponibilidad de esa hormona. Asimismo, las condiciones de la membrana de la célula objetivo son importantes para que las hormonas puedan adherirse a los receptores presentes en la superficie celular. Los receptores proteínicos del citoplasma y el núcleo también pueden influir sobre la acción hormonal. Las condiciones nutricionales, sobre todo por lo que se refiere al equilibrio del nitrógeno, también pueden influir en la síntesis. La degradación de la hormona, sobre todo en el hígado, también influye sobre el nivel final de esa hormona que está disponible para la actividad.

Problemas complementarios

- 21.17 Las hormonas de la médula suprarrenal son a) ácidos grasos modificados, b) aminoácidos modificados, c) monosacáridos modificados, d) nucleótidos modificados, e) esféroides modificados.
- 21.18 En el siguiente cuadro relacione los términos de la columna A con las glándulas endocrinas enumeradas en la columna B.
- 21.19 La prominencia media es parte de un sistema porta a través del cual se conectan humoralmente el hipotálamo y la hipófisis.
a) Verdadero, b) Falso.
- 21.20 La insulina debe adherirse primero a los receptores de los adipocitos antes de ejercer sus efectos.
a) Verdadero, b) Falso.

A

1. Su hipersecreción es causa de cretinismo
2. Disocia la fosforilación oxidativa
3. Utiliza yodo para su hormona
4. Es estimulada por la ACTH
5. Produce glucagón
6. Contiene una proteína que reduce el azúcar en la sangre
7. Almacena hormonas hipotalámicas
8. Su hipersecreción produce gigantismo en los jóvenes

B

- a) Tiroides
- b) Hipófisis
- c) Corteza suprarrenal
- d) Tejido de los islotes de Langerhans

- 21.21 La insulina, siendo una hormona natural, es resistente a los efectos de las enzimas digestivas.
a) Verdadero. b) Falso.
- 21.22 En la enfermedad de Graves la víctima tiende a ser obesa.
a) Verdadero, b) Falso.
- 21.23 La hormona paratiroidea es indispensable para mantener la vida.
a) Verdadero, b) Falso.
- 21.24 Tanto la adrenalina como los glucocorticoides tienden a reducir las concentraciones de azúcar en la sangre.
a) Verdadero, b) Falso.
- 21.25 Las secreciones de la médula suprarrenal constan aproximadamente de un 80% de adrenalina y un 20% de noradrenalina.
a) Verdadero, b) Falso.
- 21.26 El estradiol es secretado por el folículo de Graaf del ovario.
a) Verdadero, b) Falso.
- 21.27 La placenta puede ser considerada una estructura endocrina.
a) Verdadero, b) Falso.
- 21.28 Cabe esperar que la incorporación de yodo a la sal de mesa reduzca la frecuencia del bocio ordinario,
a) Verdadero, b) Falso.
- 21.29 La tirosina es importante para la producción de hormonas en la tiroides y en la médula suprarrenal.
a) Verdadero, b) Falso.

Respuestas

- | | | | | | |
|-------|--|-------|----|-------|---|
| 21.17 | b) | 21.21 | b) | 21.26 | a) |
| 21.18 | 1—a); 2—a); 3—a); 4—c)
5—d); 6—d); 7—b); 8—b) | 21.22 | b) | 21.27 | a) Se secretan gonadotropinas
coriónicas |
| 21.19 | a) | 21.23 | a) | 21.28 | a) |
| 21.20 | a) | 21.24 | b) | 21.29 | a) |
| | | 21.25 | a) | | |

El sistema nervioso

22.1 REPASO

El sistema nervioso, presente en todos los vertebrados y en casi todos los invertebrados, se encarga de la propiedad universal de la vida denominada **Irritabilidad**: la capacidad de las células y los organismos enteros de responder en forma característica a cambios en el entorno llamados **estímulos**. Los estímulos pueden deberse a alteraciones internas y externas. La reacción específica ocasionada por un estímulo se conoce como **respuesta**. En general, la respuesta tiene por resultado un ajuste que trae bienestar a la entidad. Las reacciones estímulo-respuesta suelen ser rápidas y constituyen un mecanismo ininterrumpido de mantenimiento de la constancia interna ante los cambios ambientales.

En casi todos los sistemas nerviosos, los axones interconectados forman una red de comunicaciones que permite un registro continuo de las condiciones internas y externas. El sistema nervioso conduce, de una parte a otra del organismo, señales llamadas **Impulsos nerviosos**, los cuales se manifiestan como un flujo de corriente eléctrica. La generación de un impulso recibe el nombre de **excitación** y es resultado de un flujo local de iones.

Los estímulos producen impulsos en las células nerviosas (neuronas), cuyas terminaciones son extraordinariamente sensibles a ellos. Los impulsos que tienden a correr hacia el eje central del sistema nervioso se denominan impulsos **sensoriales** o **aférentes**. Los impulsos provenientes del eje central para excitar respuestas mediadas por las glándulas o los músculos se llaman impulsos **motores** o **eférentes**. La principal diferencia entre las formas primitivas y las más avanzadas, en términos de su capacidad neural (sistema nervioso), es que estas últimas tienen interacciones más complejas y sutiles para conectar los impulsos aférentes que traen información al **sistema nervioso central** (SNC) (encéfalo y médula espinal) con los impulsos eferentes que producen las respuestas adecuadas. Las **neuronas** centrales ubicadas en el encéfalo y la médula espinal se denominan **neuronas conectoras** o **intemeuronas**. Su complejidad establece la diferencia entre las respuestas relativamente estereotípicas de las formas primitivas y las reacciones neurales más diversas de los vertebrados más evolucionados.

22.2 DESARROLLO FILOGÉNÉTICO DEL SISTEMA NERVIOSO

En los organismos pluricelulares primitivos, por ejemplo las esponjas, la presencia de un sistema de coordinación es incipiente. En el phylum **Cnidaria**, del cual es ejemplo la conocida hidra, ya se observa un nivel de organización tisular. En el ectodermo (capa externa) de estos animales abundan unas delgadas células sensoriales que constituyen el aparato aferente de un sistema neural de coordinación. Esas células se comunican con una **red nerviosa**, la cual es la característica más sobresaliente del sistema de coordinación. Dicha red es una estructura relativamente difusa, con ciertas limitaciones en cuanto a la gama de respuestas que puede producir: por lo general, una estimulación de las células epiteliomusculares o de estructuras defensivas especializadas. En el nivel de la red nerviosa aún no existe la posibilidad de ejecutar movimientos musculares refinados. Sin embargo, en algunos cnidarios existe, además de la red, un anillo nervioso que permite respuestas neuromusculares de mayor complejidad. Por lo común, en el nivel de la red nerviosa los impulsos viajan por las neuronas en ambas direcciones.

Los ctenóforos o medusas de peines (phylum Ctenophora) también poseen red nerviosa, pero en ellas se observan indicios de diferenciación local. Dos de tales indicios de un nivel de organización superior son la presencia de un **anillo oral** y una serie de ocho bandas neurales que se aprecian justo por debajo de los peines.

En los platelmintos (phylum Platyhelminthes) ya se aprecia un claro nivel de organización tisular. En el extremo anterior existen dos lóbulos de tejido nervioso concentrado que integran juntos el encéfalo (Fig. 22.1). De ahí se prolongan hacia atrás dos haces de neuronas llamados cordones nerviosos. Dichas estructuras forman un sistema nervioso centralizado capaz de procesar la información proveniente de las células sensoriales de la superficie y permiten un comportamiento de mayor complejidad que el observado en organismos más primitivos.

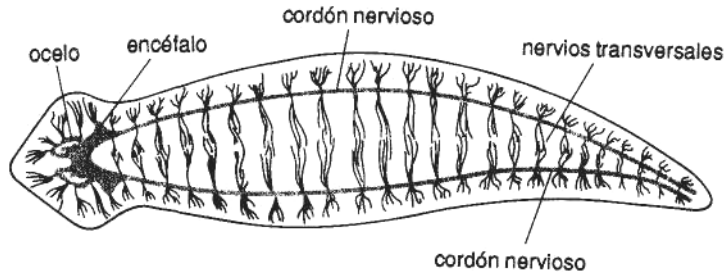


Fig. 22.1 Sistema nervioso de los platelmintos.

En los moluscos (p. ej. caracoles y almejas) se observa un mayor grado de complejidad debido a la cefalización (concentración de neuronas en el extremo cefálico) más pronunciada y a la presencia de más conjuntos (nudos) de somas neuronales llamados **ganglios**, los cuales están dispersos por todo el sistema nervioso. Este phylum también se caracteriza por tener una variedad de estructuras sensoriales. Incluso se sabe que el pulpo es capaz de aprender algunas cosas.

La lombriz de tierra (phylum Annelida) también cuenta con un sistema nervioso complejo. En el extremo anterior de este organismo está concentrada una variedad de células sensoriales, mas no se observan órganos sensoriales prominentes. El encéfalo está integrado por dos grandes ganglios. Por la superficie ventral del cuerpo corre un cordón nervioso doble pero fusionado. Dicho cordón forma, en cada segmento de la lombriz, un ganglio que coordina los impulsos sensoriales y motores de ese segmento.

En los artrópodos, sobre todo en los insectos, se observa un grado notable de cefalización. De los órganos de los sentidos presentes en la región anterior, los más notorios son los ocelos o, en algunos grupos, los ojos

compuestos. Estos animales presentan en su lado ventral un sistema nervioso de tipo "escalera de mano", es decir, un cordón nervioso doble, marcado a todo lo largo por unos cuantos o muchos ganglios. La coordinación de los delicados movimientos de los apéndices de los artrópodos dependen en buena medida de los ganglios presentes en cada segmento, lo cual permite una considerable descentralización de las funciones motoras.

Aunque muchos expertos consideran que los equinodermos son organismos relativamente avanzados, sus sistemas nerviosos no son tan complejos como los de la mayoría de los artrópodos. Entre otras cosas, en la mayor parte de las formas representativas de los equinodermos no se observa un sistema nervioso central bien definido.

22.3 LA NEURONA COMO UNIDAD FUNCIONAL DE LA ACTIVIDAD NERVIOSA

La unidad funcional del sistema nervioso de los invertebrados y los vertebrados es la neurona (Fig. 22.2). Esta

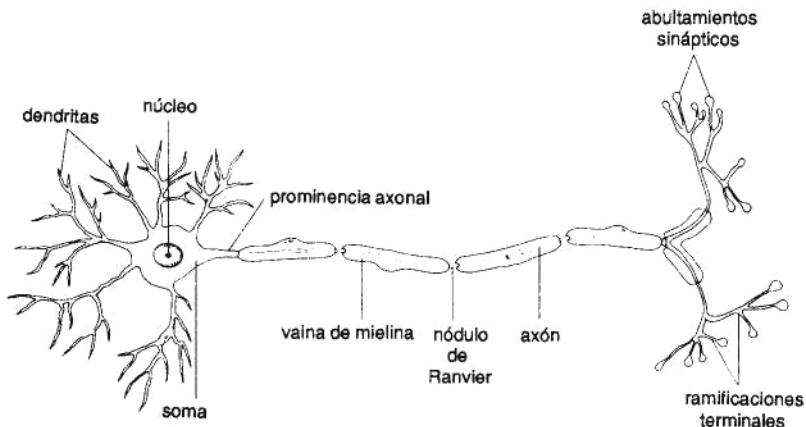


Fig. 22.2 Un modelo de la neurona motora típica.

célula considerablemente especializada, que contiene la misma variedad de organelos observada en casi todas las células eucarióticas, está perfectamente adaptada para cumplir sus funciones de comunicación debido a sus prolongaciones en forma de cables. Las **dendritas** son prolongaciones, a menudo ramificadas, que transmiten impulsos *hacia* el soma central de la neurona. El **soma** es la región voluminosa de la neurona y contiene el núcleo y la mayor parte del citoplasma. El **axón** es una prolongación, generalmente larga, que transmite impulsos *desde* el soma. Por lo regular, cada neurona tiene un solo axón. Cierta número de axones e incluso de dendritas se unen para formar un **nervio**.

Las neuronas son sostenidas, mecánica y metabólicamente, por las **células de la glía**. Estas células son mucho más abundantes que las neuronas y son muy variables, tanto por su estructura como por sus funciones específicas. Las células de la glía presentes en el encéfalo y en la médula espinal se denominan **neuroglía**. En

las neuronas pertenecientes al **sistema nervioso periférico**, encargadas de transmitir impulsos desde el sistema nervioso central y hacia él, el tejido de sostén está integrado por las **células de Schwann**. Dichas células tienden a crecer en torno al axón y de esa manera lo envuelven en varias capas de una cubierta aislante denominada **vaina de mielina**. Esta vaina membranosa y rica en grasas, peculiar de casi todas las fibras nerviosas periféricas de los vertebrados, da por resultado un "cable aislado" que conduce los impulsos de modo particularmente rápido y eficiente.

22.4 EL IMPULSO NEURAL

En las primeras teorías se suponía que el paso del impulso nervioso era similar al flujo de la corriente eléctrica en los cables metálicos. Es decir, se postulaba que el nervio

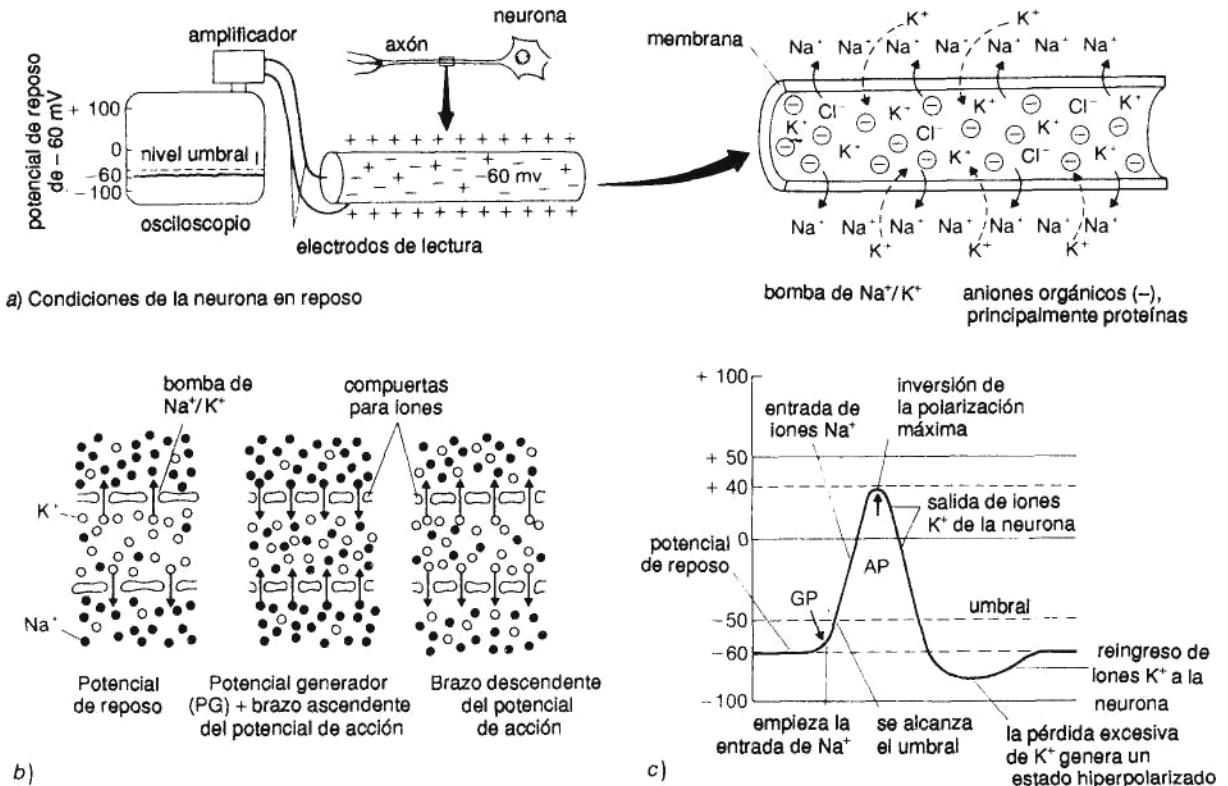


Fig. 22.3 Cambios eléctricos y químicos ocurridos en la neurona durante el impulso nervioso, a) Una neurona en reposo gasta energía para mantener en actividad la bomba de sodio-potasio, b) El estado de una neurona en reposo (izquierda), la neurona excitada (centro) y la neurona durante la repolarización (derecha), c) El impulso nervioso tal como se ve en un osciloscopio.

tenía una función relativamente pasiva en cuanto a la propagación del impulso. Sin embargo, estudios efectuados sobre los axones gigantes del calamar (*Loligo*) arrojaron resultados que coincidían con esa interpretación. En las primeras teorías se predecía una caída del voltaje conforme el impulso viajaba a lo largo del axón; sin embargo, lo cierto es que la intensidad del impulso, una vez generado, no sufre modificación alguna durante su conducción. Más aún, según esas teorías, el axón no debería ser un buen conductor eléctrico debido a que sus lípidos (mielina) se prestan más al aislamiento que a la conducción de cargas eléctricas.

Se dice que, cuando una neurona no conduce impulso alguno, se encuentra en **estado de reposo** (Fig. 22.3). En tales condiciones existe un **potencial de reposo** —es decir, una diferencia de cargas— entre el interior y el exterior de la membrana. La concentración de iones de sodio es más alta por fuera de la membrana, mientras que la de iones de potasio es más elevada por dentro de ella. Además, en el interior existen varias proteínas negativamente cargadas. Estos gradientes de concentración se mantienen gracias a dos factores: la impermeabilidad de la membrana en reposo al Na^+ y la acción de la bomba de Na^+/K^+ , la cual, gracias al consumo de ATP, transporta Na^+ hacia el exterior y bombea K^+ hacia el interior. Debido a esos gradientes, el interior de la neurona es negativo respecto al exterior; a través de la membrana existe una diferencia de potencial de aproximadamente -60 milivolts (mV). La tendencia natural a corregir este desequilibrio energéticamente inestable es la fuerza impulsora que da comienzo al impulso nervioso.

Cuando una neurona es estimulada, el punto donde ocurre la estimulación se vuelve abruptamente permeable a los iones de sodio, los cuales irrumpen en el interior y **despolarizan** la membrana (es decir, cancelan la diferencia de potencial) conforme los iones positivos que están entrando neutralizan la carga negativa interna. De hecho, entra tal cantidad de Na^+ que el interior de la membrana se torna positivo durante unos cuantos milisegundos.

Ese cambio de la carga constituye el impulso neural, también llamado potencial de acción. Aunque este potencial ocurre en un solo sitio de la neurona da por resultado la despolarización del área adyacente, iniciando así un nuevo potencial de acción. Este proceso continúa y da origen a una oleada de despolarización que recorre el axón a lo largo. Por tanto, el impulso no es conducido, sino **reproducido** en cada punto, como sucede con las olas del mar.

Cuando en cualquier punto de la neurona el potencial de acción llega a un nivel máximo de carga positiva (alrededor de +40 mV) en el interior respecto al exterior, la membrana se vuelve repentinamente impermeable al Na^+ . Al mismo tiempo se bombea K^+ hacia afuera y este fenómeno se mantiene hasta que se equilibra el número

de iones de sodio que ingresaron, de modo que la membrana se **repolariza**. Esa salida de iones positivos restablece el potencial de reposo de -60 mV (aunque con iones de potasio en vez de iones de sodio); de hecho, el restablecimiento de dicho potencial es tan eficaz que se presenta un efímero exceso de negatividad. Una vez restablecido el potencial de reposo, las bombas de Na^+/K^+ generan los gradientes de sodio y de potasio que prevalecían antes de iniciarse el potencial de acción. En tanto la membrana no recupere su potencial de reposo es incapaz de generar otro potencial de acción; se dice que las membranas en tales condiciones se encuentran en su **periodo refractario**.

Según parece, aparte de las bombas de Na^+/K^+ existen en la membrana conductos iónicos específicos para el Na^+ y para el K^+ . Dichos conductos están ocluidos por proteínas sensibles al voltaje y que, al cambiar su forma en respuesta a voltajes específicos, funcionan como compuertas que los cierran o los abren. Al parecer los conductos de potasio tienen una sola compuerta; por el contrario, es probable que los de sodio tengan una compuerta en cada orificio: una **compuerta de activación** y una **compuerta de inactivación**. En el estado de reposo, la compuerta de activación está cerrada y la de inactivación se encuentra abierta. Cuando la neurona es estimulada, la compuerta de activación del Na^+ se abre y este ion queda en libertad para ingresar en la neurona en favor de su gradiente. Cuando la oleada de despolarización alcanza su máximo nivel de +40 mV, la compuerta de inactivación se cierra y la membrana vuelve a ser impermeable al Na^+ ; al mismo tiempo se abre la compuerta del K^+ para permitir que los iones de este elemento salgan de la célula y así se restablezca el potencial de reposo. Una vez que se llega al potencial de reposo, todas las compuertas retornan a sus configuraciones originales y las bombas de Na^+/K^+ empiezan a trabajar para restablecer los gradientes iónicos normales.

Cada neurona tiene una intensidad mínima de estimulación, de modo que si no se alcanza ese umbral no se dispara el potencial de acción. Todos los estímulos superiores al umbral, sin importar su magnitud, provocan una despolarización (potencial de acción) de intensidad uniforme. Este fenómeno se conoce como **principio de todo o nada**. En vez de provocar potenciales de acción más intensos, los estímulos de magnitudes cada vez mayores provocan descargas múltiples cuya frecuencia depende de la intensidad de estimulación.

Como ya se mencionó, muchas neuronas de los vertebrados están envueltas por una vaina de mielina. Puesto que esa cubierta lipídica no permite el intercambio de iones entre el líquido extracelular y el interior de la neurona, en las fibras mielinizadas no hay la posibilidad de una oleada de despolarización como la que se observa en las no mielinizadas, de modo que el impulso nervioso se propaga mediante otro mecanismo. Lo que

sucede es que la vaina de mielina está interrumpida a intervalos regulares por cortos tramos de membrana no mielinizada. Estos tramos o **nódulos de Ranvier** pueden iniciar un potencial de acción idéntico al de las neuronas no mielinizadas. El potencial de acción produce una corriente eléctrica que se desplaza en forma instantánea hasta el siguiente nódulo a través de los líquidos extracelular e intracelular, donde la corriente inicia otra despolarización y así sucesivamente. Este proceso a saltos (**conducción saltatoria**) es mucho más veloz que la transmisión en las fibras no mielinizadas, ya que el impulso se transmite en buena medida como una corriente eléctrica en vez de hacerlo mediante los lentos procesos químicos relacionados con la continua recreación del potencial de acción. Incluso durante los eventos químicos de la transmisión (en los nódulos), el proceso es más rápido que en las membranas no mielinizadas porque dichos nódulos son 500 veces más permeables a los iones.

22.5 LASINAPSIS

El punto donde se asocian un axón y una dendrita se llama **sinapsis**. En los invertebrados que poseen red nerviosa, por ejemplo hidra, los axones y las dendritas se

tocan entre sí en esas uniones, de modo que el paso del impulso nervioso a través de la sinapsis es un fenómeno eléctrico; los impulsos nerviosos corren indiscriminadamente en todas las direcciones del nervio. Como resultado, la red nerviosa se excita en forma global al ser estimulada. En estos animales, las pocas vías neurales bien definidas y con una función concomitante especializada son muy sencillas. Por el contrario, en los vertebrados, dadas las características tan peculiares de la sinapsis, los impulsos nerviosos se desplazan generalmente en un solo sentido y en las uniones sinápticas tienden más a seguir una vía que otra.

En la sinapsis ordinaria de los mamíferos (Fig. 22.4) se observa un hueco muy bien definido (**hendidura sináptica**) cuya anchura suele ser de 18 a 20 nanómetros (nm). El paso del impulso nervioso a través de ese hueco es un fenómeno básicamente **químico** y de él se encargan neurotransmisores como la **acetilcolina (ACh)**, el **ácido γ -aminobutírico (GABA)**, la **noradrenalina** y la **serotonina**.

El axón termina en muchas **protuberancias sinápticas** pequeñas que contienen varios sacos denominados **vesículas sinápticas**, las cuales están llenas de neurotransmisor. Cuando llega un potencial de acción a la protuberancia, se abren unas compuertas de calcio sensibles al voltaje presentes en la **membrana presináptica**

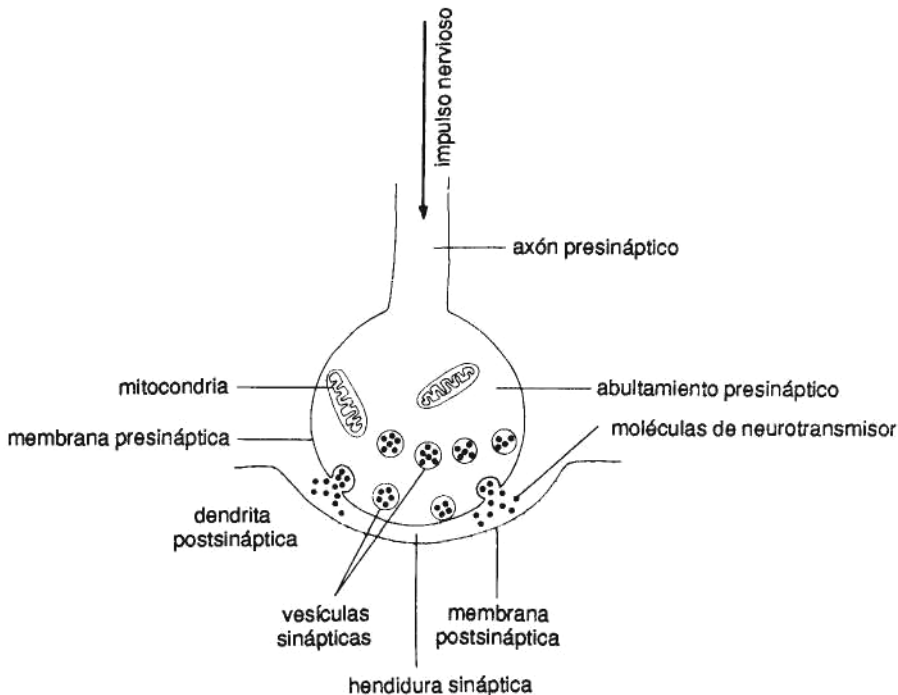


Fig. 22.4 La sinapsis en los mamíferos.

de aquélla, permitiendo así la entrada de Ca^{2+} . Esto hace que una enzima llamada **calmodulina** fije microtúbulos a las vesículas sinápticas, de las cuales tiran luego hasta fusionarlas con la membrana presináptica. En ese momento, las vesículas se rompen y derraman sus neurotransmisores en la hendidura sináptica. Después de difundirse rápidamente a través de la hendidura, los neurotransmisores se adhieren a receptores especiales presentes en la **membrana postsináptica** de la dendrita o el soma neuronales yuxtapuestos. En cuanto se adhiere un número mínimo de receptores, las compuertas de sodio o de potasio de la membrana postsináptica se abren y de ese modo ingresan iones positivos, abatiendo así la negatividad interna de la neurona. Este cambio de potencial eléctrico se denomina **potencial excitatorio postsináptico (peps)** pero no basta por sí solo para rebasar el umbral de activación de la neurona receptora. No obstante, cuando una serie de impulsos estimula a una sola protuberancia en un lapso suficientemente corto, el efecto global puede bastar para rebasar el umbral de la neurona receptora, con lo cual se excita un nuevo potencial de acción y de ese modo el impulso sigue su viaje. Esto se denomina **suma temporal**. Otra manera de rebasar el umbral de la neurona receptora ocurre cuando los peps provenientes de muchos axones se combinan para estimular simultáneamente la dendrita o el soma neuronal. Esto se conoce como suma **espacial**.

Algunas neuronas liberan neurotransmisores que inhiben a la neurona yuxtapuesta en vez de activarla. Esos neurotransmisores (se cree que el GABA es uno de ellos) hacen que se abran las **compuertas del ion cloruro** de la membrana postsináptica, permitiendo así la entrada de Cl^- , lo que provoca una hiperpolarización de la neurona. Este incremento de la polarización negativa se denomina **potencia! Inhibitorio postsináptico (plps)**. Este potencial es susiractivo respecto al peps, lo cual significa que para que la neurona se excite debe generarse un mayor número compensatorio de peps. Dada la posibilidad de que sean miles las **neuronas inhibitorias** y **neuronas excitatorias** que converjan en una dendrita o soma neuronal, el número de permutaciones de control de que dispone el organismo es enorme.

EJEMPLO 1 Supóngase, de manera simplista, que la neurona motora E permite a un niño sujetar objetos. Para que esa neurona se dispare necesita los peps creados por las neuronas A y B. No obstante, supóngase también que el niño está hurtando un dulce. Es probable que una neurona inhibitoria C (proveniente de su conciencia) esté generando un pips, lo cual reduce el peps especialmente sumado de las neuronas A y B a un nivel inferior al umbral necesario para excitar la neurona motora E. A menos que se genere un peps adicional (digamos, en una neurona D relacionada con la gula por el dulce), la neurona motora E no se excitará (y el niño no tomará el dulce con la mano).

Para evitar la excitación ininterrumpida y aleatoria de la neurona receptora es necesario neutralizar el neurotransmisor presente en la sinapsis. Ésa es la tarea de las enzimas que catabolizan al neurotransmisor, impidiendo así que éste siga fijándose a los receptores de la membrana postsináptica.

EJEMPLO 2 La **acetilcolinesterasa** rompe la acetilcolina en ácido acético y colina, impidiendo de ese modo que prosiga la estimulación de la membrana postsináptica. Luego, la colina es reabsorbida por la membrana presináptica y convertida nuevamente en ACh por la enzima **acetiltransferasa de la colina**. Las vesículas sinápticas que se rompieron en la membrana presináptica se desprenden, luego se fusiona un número reducido de ellas y por último se rellena con ACh la vesícula así formada.

Puesto que las neuronas también se comunican con células ordinarias, las sinapsis no sólo ocurren entre neuronas. Por ejemplo, existe una sinapsis relativamente sencilla entre el extremo de un nervio motor (la **placa motora terminal**) y la superficie membranosa de la fibra muscular o **sarcolema**. Este tipo de conexión, situada en la **unión neuromuscular**, se denomina **sinapsis excitatoria**. En este caso, el neurotransmisor es la ACh y, a diferencia de lo que sucede en las sinapsis entre neuronas, un solo impulso libera suficiente ACh para estimular la respuesta del músculo.

22.6 EL ARCO REFLEJO

Se acepta que la neurona o célula nerviosa es la unidad anatómica del sistema nervioso. Asimismo, se considera que el arco reflejo es la **unidad funcional** de ese sistema. Un reflejo es una respuesta Invariable y automática ante un estímulo específico.

EJEMPLO 3 En el **reflejo rotular** (Fig. 22.5), si se da un golpe firme al tendón del músculo cuádriceps, situado debajo de la rótula de la rodilla, la pierna se estira involuntariamente. Esto se debe a la creación de un impulso en una neurona aferente que se dirige hacia la médula espinal. Una sinapsis establecida con una neurona motora de la médula espinal da por resultado que el impulso corra a lo largo del axón de esta neurona motora hasta llegar al músculo extensor de la pierna. La contracción de dicho músculo provoca el estiramiento repentino.

Casi todos los reflejos que mantienen la postura se realizan por medio de dos neuronas. Los que hacen que uno retire una parte del cuerpo para alejarla de algo doloroso o dañino requieren la interpolación de una interneurona de la médula espinal. Es decir, se trata de reflejos de tres neuronas.

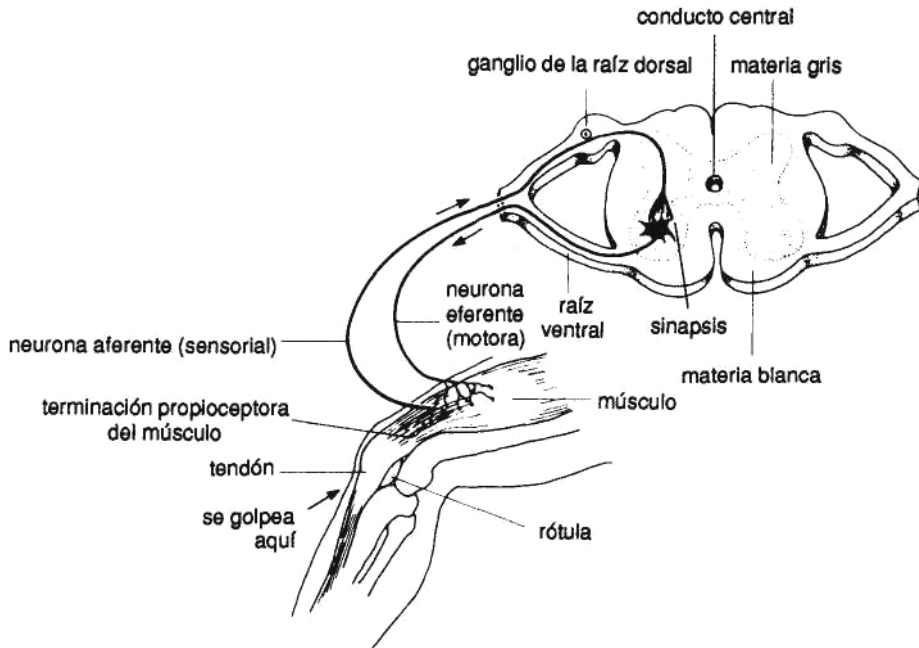


Fig. 22.5 El reflejo rotular. Las flechas señalan la dirección en que corre el impulso nervioso.

El **arco reflejo sencillo** debe su nombre a la trayectoria física del impulso conforme éste pasa del receptor de la neurona aferente al efector de la neurona motora. Los reflejos son mecanismos que permiten mantener la postura correcta, regulan la presión arterial y orientan el cuerpo respecto a las condiciones ambientales que ponen en peligro al organismo. La pérdida de ciertos reflejos **extensores** (incremento del ángulo de una articulación) o **flexores** (disminución de dicho ángulo) se utiliza para evaluar clínicamente los daños sufridos por el sistema nervioso central.

22.7 RECEPTORES Y EFECTORES

RECEPTORES

Los **receptores** son terminaciones de névritas modificadas de los nervios sensoriales y su estructura es tal que sólo responden a tipos específicos de estímulos. En muchos casos el receptor es poco más que la terminación libre de un nervio sensorial embebido en epidermis o en otro tejido circundante. En otros casos puede ser un órgano sensorial complejo; por ejemplo, la **retina** del ojo o el **órgano de Corti** del oído, que recibe las ondas sonoras.

La especificidad de los receptores depende de dos propiedades. Primero, cada receptor tiene un **umbral** bajo para un estímulo en particular. El umbral es la intensidad mínima del estímulo necesaria para disparar un impulso. Segundo, el receptor envía un solo tipo de mensaje al sistema nervioso central independientemente de la naturaleza del estímulo. Esto se conoce como la **doctrina de Muller de las energías nerviosas específicas**.

EJEMPLO 4 La retina del ojo es muy sensible a la luz porque su umbral a ese estímulo es sumamente bajo. Cualquier estímulo aplicado a la retina, sea un golpe o un piquete de ojos, es traducido por el aparato sensorial del encéfalo como un destello de luz. A esto se debe que uno "vea estrellas" cuando recibe un golpe en el ojo.

Los receptores se clasifican en tres grupos principales, según su posición anatómica. Los de la piel, que por ser externos reciben la estimulación directa del medio, se llaman **exteriorreceptores**. Los exteriorreceptores van desde las terminaciones nerviosas desnudas y relativamente indiferenciadas que transmiten el dolor, hasta los complejos receptores especiales del ojo, el oído, la nariz y la lengua. En la superficie de la piel, sobre todo en las yemas de los dedos, existen estructuras ovales bien delimitadas que perciben los contactos táctiles ligeros y los diferencian de la presión.

Los **propioceptores**, el segundo tipo de receptores, se localizan en los músculos, los tendones y las regiones inmediatas a las articulaciones. Estos receptores, al ser estimulados, transmiten Impulsos que dan por resultado el retorno de las estructuras distendidas a su estado original. Son importantes en el mantenimiento de la postura y también nos dan idea de la posición del cuerpo y de sus partes en el espacio.

Los **interorreceptores**, el tercer tipo de receptor, son básicamente terminaciones nerviosas libres situadas en la superficie de los vasos sanguíneos y de una variedad de órganos internos. A esos receptores se deben muchos de los reflejos que controlan las respuestas homeostáticas de los pulmones, el corazón, etc.

EFFECTORES

Los **efectores** son las estructuras situadas al final de los arcos reflejos o de las señales nerviosas más complejas que tienen por resultado una respuesta específica. Por lo general se trata de músculos cuya contracción produce la respuesta, aunque también pueden ser glándulas que secretan ciertas sustancias al ser estimuladas. En sentido estricto, el efector no es realmente una estructural neural.

EJEMPLO 5 Un solo impulso nervioso recorre la placa motora terminal y produce la contracción de todas las fibras musculares que integran la unidad **motora**. La totalidad de fibras musculares que se contraen simultáneamente en la unidad motora constituye la unidad de contracción. El principal neurohumor de la placa motora terminal es la acetilcolina.

22.8 ÓRGANOS SENSORIALES ESPECIALES

Los organismos son bombardeados constantemente por diversas formas e intensidades de energía proveniente del medio. Los órganos sensoriales especiales son transductores que convierten las diversas formas de energía en impulsos nerviosos. A diferencia de otras neuronas que se excitan de manera todo o nada, los órganos sensoriales producen **potenciales generadores** cuya intensidad puede variar si fluctúan los niveles de estimulación, permitiendo así la percepción de diferencias en el volumen del sonido, en la brillantez de la luz, etc. Sin esos receptores especiales, el organismo no podría percibir lo que sucede en torno a sí.

LUZ

La percepción visual puede ir desde la simple capacidad de distinguir la luz de la oscuridad (como sucede en las

planarias) hasta la formación de imágenes de gran definición, como sucede en las aves de presa. En los vertebrados superiores, la luz (una parte del espectro electromagnético) ingresa en el **globo del ojo** a través de la **córnea** transparente, en la cual ocurre el enfoque inicial. Luego pasa a través de un orificio llamado **pupila**, el cual está rodeado por el iris (diafragma que controla la cantidad de luz que entra). Luego, la luz es enfocada por el **crystalino** sobre la **retina**, que contiene los receptores de la luz (**bastoncitos y conos**) de este órgano. Al ser estimulados, los bastoncitos y conos envían impulsos a otras dos clases de neuronas de la retina, las **células bipolares**, que a su vez forman sinapsis con las **neuronas ópticas**. Las neuronas ópticas provenientes de toda la retina se unen para constituir el **nervio óptico**. Los conos permiten percibir el color a los vertebrados que los tienen, mientras que los bastoncitos se encargan primordialmente de la visión nocturna.

SONIDO

La audición es una de varias maneras de percibir las vibraciones. Han surgido evolutivamente muchos receptores que permiten detectar las vibraciones, desde sencillos pelos sensoriales hasta los **oidos** de los vertebrados superiores. En los seres humanos, las vibraciones ingresan en las extensas y carnosas **orejas** y de ahí descienden por el **conducto auditivo** hasta incidir en la **membrana timpánica (tímpano)**, la cual empieza a vibrar. La membrana timpánica está en contacto con el primer de tres huesos contiguos (**martillo, yunque y estribo**, respectivamente), el cual transmite las vibraciones a la **cóclea** o **caracol**. En esencia, la cóclea es un tubo relleno de líquido que se enrolla sobre sí mismo de modo que los dos extremos abiertos quedan uno encima del otro. (Este tubo doble se enrolla en realidad con cierto desplazamiento lateral del extremo, lo que le da el aspecto de concha de caracol y a eso debe su nombre.) Los extremos abiertos están cubiertos por membranas y se denominan **ventana oval** y **ventana redonda**. El estribo hace contacto con la ventana oval y transmite las vibraciones al líquido (**perilinf**) del que está llena la cóclea. Estas vibraciones son recogidas por el **órgano de Corti**, situado dentro de la cóclea. Esa estructura consta de células ciliadas apoyadas sobre una **membrana basal**, de modo que sus vellosidades sensoriales están inmersas en una **membrana tectorial** gelatinosa sobreyacente. Las dendritas de las neuronas sensoriales terminan sobre las células ciliadas. La vibración de la perilinf hace que la membrana basal se mueva, flexionando los cilios al hacerlo y creando un potencial generador. Esto genera impulsos en las neuronas sensoriales; luego, dichos impulsos viajan a lo largo del **nervio coclear** hasta el encéfalo.

GRAVEDAD Y MOVIMIENTO

La posición, el movimiento y el equilibrio del cuerpo son asistidos por el **aparato vestibular** —el **sáculo**, el **utrículo** y los **conductos semicirculares**—del oído interno. Los dos primeros órganos le indican al cuerpo cuál es su posición respecto a la fuerza de gravedad. Cada uno de ellos posee en sus paredes un área sensorial denominada **mácula**. Cada mácula consta de una capa de células ciliadas cuyos cilios están embebidos en una capa gelatinosa sobreyacente. Encima de esa capa gelatinosa descansa un montoncito de gránulos de carbonato de calcio (**otolitos**) denominados colectivamente **otoconia**. El peso de este "montón de piedras" hace que la capa gelatinosa se desplace cuando cambia la orientación de la cabeza. Este desplazamiento estimula a los cilios y estos cambian la frecuencia de los impulsos que se generan en el nervio vestibular íntimamente yuxtapuesto (los nervios situados en torno a las células ciliadas se excitan continuamente, incluso cuando se está en reposo). Puesto que las células ciliadas se orientan en muchos ángulos diferentes, cada posición de la cabeza produce un patrón característico de estimulación nerviosa.

En los conductos semicirculares, las **ámpulas** detectan el desplazamiento del líquido que llena los conductos cada vez que se mueve la cabeza. Cada ámpula consta de un anillo de células ciliadas embebidas en una **cúpula** gelatinosa con forma de dedal, la cual se dobla con la presión del líquido y ocasiona la generación de impulsos en el nervio vestibular. Los tres conductos semicirculares están dispuestos en ángulos rectos uno respecto al otro, de modo que corresponden a cada una de las tres dimensiones del espacio.

SABOR Y OLOR

El gusto y el olfato dependen de **quimiorreceptores**. El sabor es percibido por las células ciliadas de las **papilas gustativas** de la lengua. Dichas células se encuentran muy cerca de los nervios sensoriales y los estimulan, de modo que estos conducen los impulsos al encéfalo. Aunque existen cuatro sabores básicos —salado, dulce, amargo y agrio— y cada uno de ellos se percibe en una región distinta de la lengua, algunos alimentos estimulan simultáneamente y con diferentes intensidades varias de esas regiones, creando así una mezcla de sabores.

Los órganos del olfato se localizan en el **epitelio olfatorio** de la nariz. A diferencia del mecanismo del gusto, el órgano sensorial del olfato es una neurona cuyas dendritas están embebidas en el epitelio. Todavía no se sabe con certeza cómo se perciben los olores. La teoría más aceptada dice que el olor depende de la forma y las dimensiones de cada molécula y no de su reactividad química. Según esta teoría, existen siete tipos de receptores primarios, los cuales corresponden a los siete olores

primarios. Igual que en el gusto, estos olores primarios se mezclan para producir olores característicos.

TACTO Y PRESIÓN

Los **mecanorreceptores**, por ejemplo los de la **línea lateral** de los peces y los del sentido del tacto y la presión en el ser humano, detectan la distancia. En estos últimos, el tacto se percibe gracias a los **corpúsculos de Meissner** y a las **terminaciones nerviosas libres** situadas cerca de la superficie de la piel. El dolor también se debe a la estimulación de las terminaciones nerviosas libres. El vello constituye otro tipo de receptor táctil. Puesto que su principal constituyente —queratina— es básicamente cristalino, los vellos emiten pequeñas descargas eléctricas al deformarse, estimulando así a los nervios inmediatos a las raíces pilosas. Se dice que esos cristales son **piezoeléctricos**. Los **corpúsculos de Pacini** localizados más adentro de la piel detectan la presión.

CALOR Y FRÍO

Todavía queda mucho por conocer sobre los receptores de la temperatura (**termorreceptores**). Se cree que los principales receptores del ser humano son terminaciones nerviosas libres denominadas **corpúsculos de Ruffini** (calor) y **bulbos terminales de Krause** (frío). Los termorreceptores no sólo miden las temperaturas absolutas, sino también los cambios de temperatura. Por tanto, un cambio de caliente a tibio se percibe como frío.

22.9 ENCÉFALO Y MÉDULA ESPINAL

El encéfalo está escudado por un **cráneo** óseo y además lo protegen tres **meninges**. La más interna de ellas, la piamadre, lo cubre por completo y está dotada de una gran cantidad de vasos sanguíneos. Esta membrana lleva nutrientes y oxígeno al encéfalo subyacente y le brinda protección. El líquido cefalorraquídeo se localiza entre la piamadre y la capa intermedia, llamada **aracnoides**, de modo que funciona como acojinamiento además de llevar iones al encéfalo y la médula espinal. La capa más externa, denominada **duramadre**, es resistente y fibrosa y ofrece soporte mecánico.

El encéfalo de los vertebrados (Fig. 22.6) se divide en tres regiones básicas: encéfalo posterior, encéfalo medio y encéfalo anterior.

El **encéfalo posterior** se relaciona principalmente con procesos mecánicos involuntarios. Consta de tres estructuras primarias. **1) El bulbo raquídeo**, situado encima de la médula espinal, contiene muchos de los centros que controlan procesos involuntarios como la respiración, la presión arterial y el ritmo cardíaco. Muchas de esas funciones son reguladas por los **núcleos** (masas de

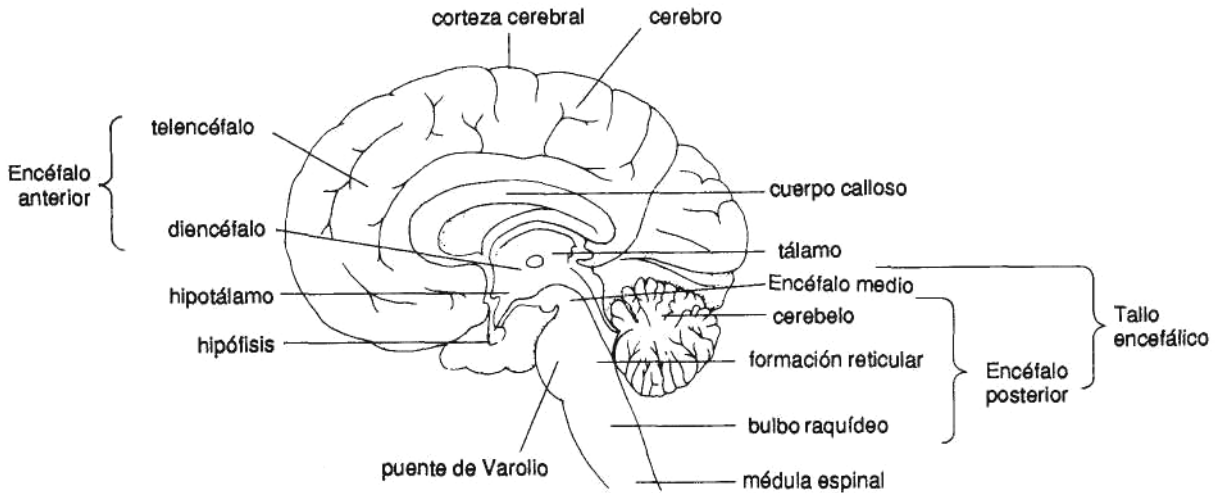


Fig. 22.6 El encéfalo humano (corte medio longitudinal).

somas neuronales que inervan una parte común del cuerpo). Toda la comunicación entre el encéfalo y la médula espinal pasa por el bulbo raquídeo. 2) El **punto de Varolio** se encuentra encima del bulbo raquídeo, contiene los **fascículos** (haces longitudinales de fibras mielinizadas) que corren entre el cerebro y la médula espinal y también recibe los fascículos provenientes de los **nervios craneales** (12 pares de nervios sensoriales, motores y mixtos que comunican el cerebro y diversos órganos sin pasar por la médula espinal). Por otra parte, el puente también coordina las funciones del encéfalo anterior con las del cerebelo. 3) El **cerebelo** está situado detrás del bulbo raquídeo y controla el equilibrio y la coordinación muscular.

El **encéfalo medio** se ubica entre el encéfalo posterior y el encéfalo anterior, de modo que los conecta. Aquí se procesa la información visual y auditiva proveniente de ojos y oídos antes de ser enviada al encéfalo anterior; esta región también se relaciona con los patrones conductuales de los vertebrados inferiores.

El **encéfalo anterior** del ser humano es el más evolucionado. Ya se estudió una de sus principales estructuras: el **hipotálamo**. Aparte de tener funciones hormonales, el hipotálamo controla parámetros fisiológicos tan importantes como el ritmo cardíaco, la presión arterial y la temperatura del cuerpo, además de algunos impulsos fundamentales como el hambre, la sed, el sexo y la ira.

Encima del hipotálamo se encuentra el **tálamo**. Se trata de una de las serie de núcleos cerebrales denominados colectivamente **ganglios basales**. Este órgano establece conexiones entre muchas partes del encéfalo y

entre éste y el sistema sensorial. Quizá también sea la base física de ciertos estados de ánimo y sentimientos primitivos.

Entre el tálamo y el encéfalo medio se encuentra la **formación reticular**, una región ramificada de núcleos íntimamente asociados con fascículos sensoriales ascendentes de gran importancia. Esta estructura modula los impulsos que corren por esos fascículos y los conduce hacia las áreas corticales superiores, pero lo hace de tal manera que controla el grado de excitación o de alerta del individuo. Es decir, nuestra capacidad para mantenernos alerta y responder a estímulos externos depende en buena medida de la formación reticular. Aunque es probable que el sueño dependa de centros ubicados en el encéfalo medio, como el bulbo raquídeo y el puente de Varolio, la formación reticular desempeña una función permisiva al prolongar los estados de sueño.

El tálamo, el hipotálamo y parte de la corteza cerebral constituyen el **sistema límbico**, un conjunto de núcleos relacionados al parecer con ciertos ajustes burdos del **afecto** (estado emocional). Es probable que aquí se originen la depresión y la euforia. Entre los núcleos que integran el sistema cabe mencionar el **hipocampo** (que quizá sea indispensable para la memoria a corto plazo), la **amígdala** (relacionada con la ira) y la **circunvolución cingulada** de la corteza cerebral. La estrecha yuxtaposición del nervio olfatorio y la amígdala sugiere que el olfato tiene influencia sobre el estado de ánimo y las emociones. Es probable que el sistema límbico también interactúe con la formación reticular para seleccionar los objetos individuales hacia los cuales dirige su atención el organismo.

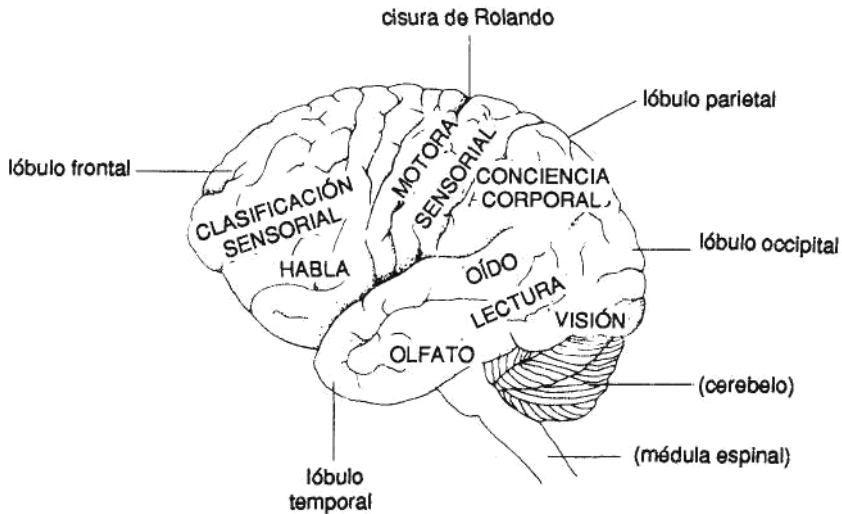


Fig. 22.7 Los cuatro lóbulos del cerebro y sus funciones.

La parte más voluminosa y compleja del encéfalo anterior del ser humano es el **cerebro**. Este órgano se divide en dos hemisferios y posee una **corteza** externa formada por **materia gris** —delgada pero densa capa formada por cerca de 15 000 millones de somas neuronales y dendritas— y una capa interna más gruesa de fibras nerviosas mielinizadas blancas. Cada hemisferio se divide en cuatro lóbulos principales (Fig. 22.7). En la región posterior se encuentran los **lóbulos occipitales**, que reciben y analizan la información visual. En los lados inferiores del encéfalo se observan los **lóbulos temporales**, relacionados principalmente con el oído. En la región anterior están los **lóbulos frontales**, que regulan el control motor fino, incluso los movimientos necesarios para el habla, y sirven como centro de procesamiento inicial de los estímulos sensoriales que van entrando. Por arriba de los lóbulos temporales y detrás de los frontales están los **lóbulos parietales**, que reciben los estímulos provenientes de los órganos sensoriales de la piel y nos permiten percatarnos de la posición de nuestro cuerpo.

Los lóbulos frontales y parietales están divididos por una grieta (la **cisura de Rolando**) que corre de la parte superior de la cabeza hacia los lados. En ambos lados de esta cisura se encuentran unas bandas relativamente estrechas: el área motora del lóbulo frontal y el área sensorial del lóbulo parietal. Ya se tienen mapas muy precisos de esas bandas y en los cuales se señalan las áreas que corresponden a regiones específicas del cuerpo. Por ejemplo, se sabe cuáles áreas específicas de la banda parietal derecha reciben la información sensorial proveniente del tobillo, la rodilla, los dedos del pie, etc. de la extremidad izquierda y cuáles segmentos de la banda frontal izquierda controlan el movimiento de la cadera, la

pierna, el pie, etc. del lado derecho. Como podrá apreciarse, igual que ocurre con la mayoría de las funciones del encéfalo, cada lado del cuerpo se comunica con el lado opuesto del encéfalo y es controlado por él.

Aunque los dos hemisferios cerebrales son funcionalmente semejantes, cada uno de ellos tiene cierta especialización. Por ejemplo, el habla y el razonamiento analítico se concentran en el hemisferio izquierdo, mientras que la percepción espacial se localiza principalmente en el hemisferio derecho. Quizá algunos caracteres aprendidos, por ejemplo ser zurdo, se localicen en ambos lados y sólo varíen conforme a la experiencia del individuo. Los dos hemisferios se comunican por medio del **cuerpo caloso**, una región intermedia que permite el paso de la información recibida en un hemisferio hacia el otro.

Los centros encefálicos situados en el tallo parecen estar conectados en forma permanente desde que se nace, de modo que su capacidad para formar nuevas conexiones (sinapsis) es muy limitada. Sin embargo, las neuronas situadas en la corteza, sobre todo las de la superficie de la **neocorteza** (la región de evolución más reciente), son muy flexibles en cuanto a formación de nuevas sinapsis. Hay una variedad de datos sensoriales que ingresan en el encéfalo y que no son canalizados simplemente como respuestas motoras. Esta información reverbera dentro de circuitos centrales y es almacenada en las áreas de asociación de los lóbulos parietales. En el proceso pueden formarse nuevas sinapsis. El almacenamiento no siempre se realiza en una sola región. Por consiguiente, las áreas auditiva y del habla del lóbulo temporal pueden interactuar con el área de asociación visual del lóbulo occipital para producir un solo registro

memorístico. Existe **memoria a corto plazo**, de modo que la información es asociada con presteza y descartada poco después, pero también hay **memoria a largo plazo**, la cual permite retener permanentemente la información. Por supuesto, el aprendizaje se basa en la memoria a largo plazo.

Es factible que el aprendizaje y la memorización se basen en la formación de **engramas** extraneurales (rastros físicos específicos); por ejemplo, la síntesis de un ácido nucleico. Hace varias décadas surgió la idea de que, en los invertebrados sencillos, el aprendizaje se basa en la síntesis de un RNA relacionado específicamente con determinada experiencia de aprendizaje. Incluso se sugirió que si otro animal inexperto ingiriera ese RNA, podría asimilar lo aprendido por el animal devorado; esta idea aterró a muchos profesores. Sin embargo, se trata de una hipótesis que no ha sido demostrada.

El **aprendizaje** es la modificación del aparato neural a través de la experiencia adquirida. Aunque esto puede expresarse en términos de la formación de nuevas sinapsis, es probable que también formen parte del mecanismo de modificación otros cambios; por ejemplo, la modificación de sinapsis preexistentes o la formación de nuevas moléculas.

La **médula espinal** es un grueso fascículo neural, situado dorsalmente, que nace en el tallo encefálico y termina casi en el extremo de la columna vertebral. Así como el encéfalo está delimitado por los huesos del cráneo, la médula espinal está encerrada casi por completo por las vértebras.

La mayor parte de la médula espinal está integrada por fascículos ascendentes que conducen impulsos sensoriales hacia el encéfalo y por fascículos descendentes que llevan impulsos hacia las neuronas motoras espinales. Asimismo, en cada nivel la médula espinal funciona como centro de reflejos, para lo cual dispone quizá de un número variable de interneuronas.

En el cerebro, la **materia gris** (somas neuronales) se localiza externamente y en los ganglios basales de la materia blanca interna. La materia gris de la médula espinal está en una región interna en forma de H y en cuyo centro se observa el conducto central (Fig. 22.5). Dentro de ese conducto se encuentra el **líquido cefalorraquídeo**, el cual está en contacto continuo con las cavidades del interior del encéfalo, denominadas **ventrículos**. El cuarto ventrículo encefálico, situado encima del bulbo raquídeo, es continuo con el conducto central de la médula espinal.

Las neuronas de las prolongaciones dorsales de la materia gris de la médula espinal procesan los impulsos sensoriales provenientes de los nervios espinales del sistema nervioso periférico. De hecho, los somas de esos nervios se localizan en unos abultamientos situados por fuera de la médula espinal a los que se da el nombre de **ganglios de las raíces dorsales**. Las neuronas

ubicadas en el **asa ventral** (prolongación) de la materia gris procesan los impulsos motores que son enviados a los efecto res. Antes de unirse a la médula espinal, cada nervio periférico se bifurca para formar una raíz dorsal —que contiene al ganglio de la raíz dorsal— y una raíz ventral (Fig. 22.5). Por tanto, los nervios periféricos contienen neuronas sensoriales y motoras.

22.10 SISTEMA NERVIOSO AUTÓNOMO

El **sistema nervioso autónomo (SNA)** consta de dos subsistemas (Fig. 22.8). El **sistema nervioso simpático (SNS)** prepara al cuerpo para las situaciones de emergencia, es decir, las respuestas asociadas con la lucha o el escape". En otras palabras, produce una rápida y total movilización para evitar un peligro inminente. Se fortalecen y aceleran los latidos del corazón, se eleva la presión arterial, aumentan las concentraciones de azúcar en la sangre y el torrente sanguíneo se desvía de los vasos del tronco para ir a los de brazos y piernas a fin de aprestarlos para el combate o la huida. Por otro lado, el **sistema nervioso parasimpático (SNP)** sostiene las funciones de conservación que permiten al organismo recuperarse durante los periodos de tranquilidad. Desde luego, estas funciones (alimentarse, tener actividad sexual, orinar, etc.) deben realizarse una por una y no a la vez.

En ambos sistemas, el impulso efector empieza en una neurona motora del SNC y luego es enviado a una segunda neurona motora. La sinapsis de estas dos neuronas ocurre en un ganglio. En el caso del SNS, dichos ganglios forman una cadena a lo largo de la médula espinal; unos cuantos de ellos se localizan en plexos nerviosos situados justo por fuera de la línea de la cadena. La fibras preganglionares suelen ser cortas, mientras que las postganglionares que llegan hasta los órganos viscerales son muy largas. Ante un peligro, la cadena se activa como unidad y envía señales a todos los órganos. Como puede apreciarse en la figura 22.8, el SNS surge de las regiones cervical, torácica y lumbar, mientras que el SNP envía sus fibras nerviosas desde los extremos craneal y sacro del SNC.

Los ganglios del SNP están en efecto dentro del órgano objetivo y esto constituye una marcada diferencia respecto a la cadena centralizada de ganglios del SNS. Esta anatomía descentralizada del SNP coincide con la naturaleza local de sus respuestas. La sustancia transmisora es la acetilcolina (ACh). Otto Loewi demostró la índole química de la estimulación del SNP; posteriormente, Henry Dale descubrió que la sustancia mediadora es la ACh. La noradrenalina, que media las respuestas del SNS, no sólo es secretada por los abultamientos individuales de las fibras postganglionares (que por lo general se activan al unísono), sino también por las glándulas

suprarrenales que liberan noradrenalina y adrenalina en el torrente sanguíneo. Esta descarga masiva de catecolaminas contribuye a la movilización inducida por el SNS.

Cabe destacar que en ambos sistemas el neurotransmisor presente en la sinapsis ganglionar intermedia (pre-ganglionar-postganglionar) es la ACh.

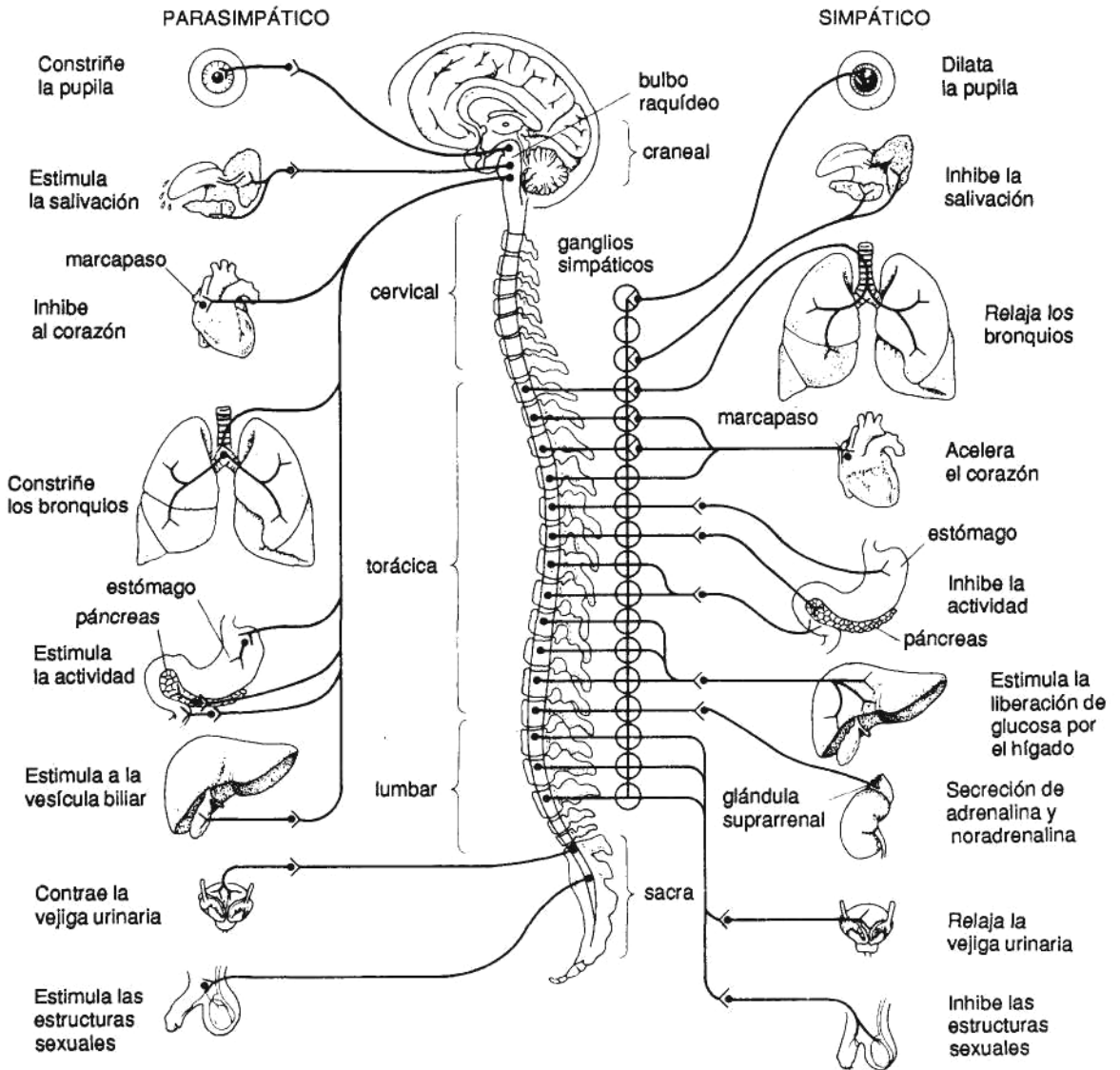


Fig. 22.8 El sistema nervioso autónomo.

Problemas resueltos

22.1 ¿Cuál es la diferencia entre una neurona y un nervio?

La neurona es una sola célula nerviosa formada por un soma, ramificaciones llamadas dendritas (que casi siempre conducen los impulsos hacia el soma) y un solo axón (que en la mayoría de los casos conduce los impulsos desde el soma hacia la periferia). Aunque la neurona está muy especializada para cumplir sus funciones de conducción, posee los mismos organelos que se observan en células eucarióticas menos especializadas.

Los nervios son haces fibrosos integrados por muchos axones o por una mezcla de axones y dendritas. Estas largas extensiones se ven como cordones blancos. Es a través de los nervios por donde van y vienen los impulsos que se dirigen de los receptores hacia el sistema nervioso central y desde éste hacia los efectores. Cuando están fuera del SNC, estos haces de axones y dendritas se llaman nervios, mientras que los situados en el interior se denominan fascículos.

22.2 El sistema nervioso de los vertebrados es la culminación de muchas tendencias evolutivas que se observan en los invertebrados, aunque desde luego existen algunas diferencias cualitativas. Explique esto.

Las complejas sinapsis de los vertebrados permiten restringir el desplazamiento de los impulsos nerviosos a un solo sentido y estimular de modo selectivo circuitos neurales específicos. Tales sinapsis, en particular las de las complejas tramas nerviosas de los vertebrados, han sido base de una diferenciación funcional mucho mayor que la observada en las redes nerviosas de invertebrados más primitivos. Asimismo, la diferenciación permitió el desarrollo de órganos sensoriales cada vez más complejos y numerosos.

Las principales tendencias de la evolución neural se relacionan con la centralización del sistema nervioso. Los nervios periféricos van siendo coordinados en grado cada vez mayor por unos cuantos nervios que corren a lo largo del cuerpo (un sistema nervioso central incipiente). Por otra parte, un número cada vez mayor de interneuronas ha permitido más variabilidad en las respuestas. Además, la cefalización concentró aun más el control en una región central, lo que condujo a la formación de un encéfalo; la diferenciación de esa región central produjo áreas funcionales específicas. En los vertebrados, el encéfalo es mucho más dominante que en los invertebrados.

La médula espinal de los vertebrados es muy diferente a los cordones nerviosos de los invertebra-

dos que los poseen. En los vertebrados se trata de un solo tubo dorsal hueco, mientras que en invertebrados como los anélidos y los artrópodos se observan dobles cordones nerviosos ventrales macizos. Además, la médula espinal de los vertebrados no está organizada como una escalera de mano formada por ganglios y fascículos conectores.

22.3 ¿Qué mecanismo hace que el potencial de acción sea un proceso de todo o nada?

La magnitud del potencial de acción depende de la cantidad de sodio que entra en la neurona que se está despolarizando. A su vez, esa cantidad está determinada por las compuertas sensibles al voltaje. Cuando se abren estas compuertas existe cierto nivel de permeabilidad y se difunde hacia el interior una cantidad constante de iones de sodio. Si es superior al umbral, cualquier estímulo recibido por la neurona, sin importar su magnitud, produce el mismo resultado: abre las compuertas. Dichas compuertas siempre permiten la entrada de una cantidad aproximadamente igual de Na^+ y se cierran al alcanzarse un potencial determinado, impidiendo así que la entrada de un exceso de Na^+ eleve demasiado el potencial.

22.4 ¿Por qué se supone que hay dos compuertas en los conductos para el Na^+ de la membrana de la neurona?

El conducto del sodio se cierra al paso del Na^+ en dos etapas de la despolarización; durante el potencial de reposo (-60 mV) y cuando se alcanza el máximo nivel de la oleada de repolarización (+40 mV). Este patrón bimodal sugiere la existencia de dos compuertas proteínicas diferentes, cada una de las cuales es sensible a uno de esos voltajes.

22.6 Elabore un cuadro en el que se muestren las posiciones de la compuerta de K^+ , la activación de la compuerta de Na^+ (AC Na^+) y la inactivación de la compuerta de Na^+ (IC Na^+) en las siguientes circunstancias: neurona en estado de reposo, al estimular la neurona y justo después del máximo nivel de la oleada de despolarización. Utilice las letras "A" para representar abierto y "C", para cerrado.

	K^+	AC Na^+	IC Na^+
Estado de reposo	C	C	A
Durante el estímulo	C	A	A
Después del máximo nivel	A	A	C

- 22.6 En el texto se mencionaron dos diferencias entre una corriente eléctrica y un impulso neural. ¿Cuáles son esas diferencias y qué cualidades del nervio las explican?

A diferencia de una corriente eléctrica, el potencial de acción no pierde fuerza al avanzar a lo largo de la neurona. Esto se debe a que el potencial de acción vuelve a ser generado en cada punto de la neurona; desde el punto de vista energético, esto significa que es tan nuevo al llegar al final de la neurona como lo era al principio.

La vaina de mielina que caracteriza a muchas de las neuronas de los vertebrados, siendo lipídica, funciona como aislante y no conduce los impulsos eléctricos. Sin embargo, a diferencia de una corriente eléctrica, el impulso neural es conducido a lo largo del axón aislado; los nódulos de Ranvier permiten que el potencial de acción vuelva a ser generado en diversos puntos del axón y las corrientes eléctricas generadas por el potencial de acción en un nódulo saltan al siguiente nódulo y provocan ahí el siguiente potencial de acción.

- 22.7 Aparte de la velocidad, ¿qué otra ventaja ofrece la conducción saltatoria respecto a la propagación nerviosa en las fibras no mielinizadas?

Puesto que se necesitan menos bombas de Na^+/K^+ en los axones mielinizados, su consumo de energía en forma de ATP es mucho menor (hasta 5000 veces menos).

- 22.8 Los experimentos han demostrado que los potenciales de acción de las neuronas de los mamíferos pueden viajar en ambos sentidos dentro de éstas. Entonces, ¿por qué los impulsos nerviosos se transmiten en un solo sentido en los mamíferos?

En las sinapsis sólo uno de los lados produce y libera neurotransmisores; por tanto, el mecanismo que permite la transmisión del impulso nervioso sólo existe en uno de los extremos. Los impulsos viajan efectivamente en ambos sentidos *dentro* de la neurona, pero sólo los que van del soma y las dendritas hacia la punta del axón son transmitidos a la siguiente neurona. En otras palabras, la sinapsis funciona como una válvula que permite el paso del impulso nervioso nada más en cierto sentido.

- 22.9 ¿Cuál es la diferencia entre las sumas temporal y espacial?

En la suma temporal la neurona postsináptica es estimulada por un solo abultamiento sináptico. El estímulo proveniente de un solo abultamiento presináptico puede ser insuficiente para que se libere suficiente neurotransmisor hacia la neurona yuxtapuesta; pero si ese abultamiento es estimulado varias veces en un lapso muy corto, la concentración

de neurotransmisor puede alcanzar los niveles necesarios para inducir un potencial de acción en dicha neurona.

En la suma espacial, el neurotransmisor necesario para generar el potencial de acción en la neurona yuxtapuesta no se acumula mediante la liberación repetitiva de esa sustancia por un solo abultamiento en un lapso muy corto, sino por la liberación simultánea de la pequeña cantidad de neurotransmisor de muchos abultamientos.

- 22.10 Algunos insecticidas como los **organofosfatos** ejercen su efecto inhibiendo el funcionamiento de enzimas como la acetilcolinesterasa. ¿A qué se debe la eficacia de esos insecticidas?

Las enzimas como la colinesterasa degradan los neurotransmisores que generan los potenciales excitatorios postsinápticos. En ausencia de tales enzimas, el neurotransmisor sigue activo y estimula ininterrumpidamente a la neurona o al músculo postsináptico haciéndolos que funcionen de manera desorganizada. Por tanto, los insectos que ingieren organofosfatos mueren por pérdida del control muscular cuando sus neurotransmisores dejan de ser catabolizados.

- 22.11 Los órganos de los sentidos son receptores sensoriales muy modificados que generan sensaciones tan diversas como la vista, la audición, el olfato, el sabor y el equilibrio y, sin embargo, todos transmiten impulsos nerviosos idénticos. ¿Cómo es posible que sensaciones tan distintas puedan transmitirse por medio de impulsos tan parecidos?

Esos impulsos idénticos son enviados a diferentes regiones del encéfalo para ser traducidos. Por consiguiente, es el destino final de los impulsos y no su naturaleza intrínseca lo que genera la diversidad de las sensaciones.

- 22.12 Enumere las principales funciones del cerebro.

Asociaciones complejas, lenguaje y habla, percepción espacial, pensamiento analítico, sensaciones, memoria y control motor fino.

- 22.13 Con base en lo que sabe acerca del encéfalo humano, ¿cuál parte diría el lector que es la que menos ha cambiado? ¿Cuál exhibe las mayores modificaciones?

Aunque el volumen del cerebelo se ha incrementado considerablemente, el encéfalo posterior como un todo no se ha apartado mucho de su configuración primitiva. Según se piensa, esto se debe a que controla muchas funciones viscerales —como la respiración y los latidos del corazón— que son tan indispensables para los vertebrados avanzados como

para los primitivos y que, por tanto, no se prestan a la experimentación evolutiva.

Por el contrario, el cerebro empezó como una protuberancia par del encéfalo anterior relacionada principalmente con el olfato. A partir de ese "encéfalo olfatorio" primitivo, el cerebro evolucionó hasta convertirse en el complejo órgano con que cuenta el ser humano.

- 22.14 ¿Por qué supone el lector que la fuerza aérea de Estados Unidos está interesada en la formación reticular?

El interés militar en la formación reticular se debe a que la fuerza aérea necesita que el personal pueda mantenerse alerta durante su turno de servicio. Esto es de suma importancia en el caso de los pilotos de aviones supersónicos, en quienes un estado de total alerta suele ser la diferencia entre la vida y la muerte. Se tienen muchas pruebas de que la serotonina es la amina biógena que media los estados de calma y que probablemente intervenga en el abatimiento de los niveles de la conciencia. También es probable que las endorfinas y las encefalinas disminuyan indirectamente el estado de alerta. Esas sustancias funcionan como opiáceos (p. ej., la morfina y otros derivados del opio) endógenos.

- 22.15 La actividad que ocurre en los tejidos va acompañada de cambios en su actividad eléctrica. Si se colocan electrodos en el cráneo y se compara la carga así medida con la de un punto de referencia situado en otra parte del cuerpo, es posible **graficar** las cargas eléctricas del encéfalo. El electroencefalógrafo mide esas cargas y las registra en un **electroencefalograma** (EEG). Se supone que los diferentes patrones de ondas cerebrales grabadas representan cambios en el funcionamiento, aunque hasta la fecha todavía no se logra asociar de manera específica esos cambios con actividades determinadas. Las personas sin problemas neurológicos y en estado de tranquilidad tienen un patrón de ondas lentas y regulares. Esas ondulaciones se denominan ondas alfa. Cuando la persona empieza a pensar algo o trata de resolver un problema, la gráfica de las ondas cambia a rápidos e irregulares trazos de poca magnitud: **ondas beta**. Durante el sueño se regis-

tra un patrón de ondas muy lentas y sincrónicas llamadas **ondas delta**. ¿Cuáles son las aplicaciones clínicas del EEG?

Los EEG sirven para determinar la naturaleza de una anomalía y para ubicarla en el encéfalo. Por ejemplo, el pequeño mal, el gran mal y la epilepsia focal tienen distintas gráficas de ondas encefálicas. Por lo común, la presencia de tumores cerebrales afecta los patrones de ondas bloqueando la actividad eléctrica o, lo que es más común, provocando una excesiva excitación del área inmediata al tumor. Al comparar los EEG generados por electrodos colocados en diferentes áreas del cráneo, los neurólogos ubican zonas de actividad anormal y de ese modo localizan el tumor.

- 22.16 Por lo regular, los sistemas nerviosos simpático y parasimpático inervan los mismos órganos y generan los mismos potenciales de acción; sin embargo, tienen funciones muy diferentes en el cuerpo. Describa dos mecanismos que permitan a estos sistemas, aparentemente similares, tener efectos tan disímolos.

En esencia, el sistema simpático prepara al cuerpo para la lucha o el escape. Por consiguiente, debe activar e inhibir simultáneamente muchos sistemas. Esta necesidad de una **descarga masiva** puede apreciarse en la interrelación de los ganglios de la cadena ganglionar. Aunque en cierto grado el sistema parasimpático se opone directamente a la acción del sistema simpático, por lo común sólo afecta a uno o pocos órganos en vez de a todo un conjunto de ellos. Esta activación individual se refleja en el menor número de interconexiones de los nervios parasimpáticos. Por tanto, hay diferencias anatómicas que permiten a los dos sistemas responder en forma distinta.

Las diferencias psicológicas también contribuyen a separar las funciones de esos dos sistemas relacionados. Aunque generan potenciales de acción idénticos, sus respectivas neuronas secretan neurotransmisores muy diferentes en cada órgano blanco. El sistema simpático secreta noradrenalina y adrenalina, mientras que el parasimpático libera acetilcolina. Los efectos diferenciales de esos neurotransmisores permiten que los dos sistemas influyan de manera muy distinta y a menudo opuesta sobre el órgano objetivo.

Problemas complementarios

- 22.17** La red nerviosa de hidra carece de a) neuronas. b) dendritas, c) conexiones, d) dirección definida de flujo de los impulsos.
- 22.18** Los anélidos tienen un cordón nervioso central de tipo a) dorsal, b) ventral, c) hueco, d) impermeable al K^+ , e) Ninguna de las opciones anteriores.
- 22.19** ¿En qué tipo de sinapsis es más ancho el hueco entre las membranas presináptica y postsináptica? a) sinapsis eléctrica, b) sinapsis química.
- 22.20** Los impulsos se desplazan más rápido a través de los nervios mielinizados. a) Verdadero, b) Falso.
- 22.21** En gran medida, el potencial de reposo se mantiene gracias a la bomba de sodio. a) Verdadero, b) Falso.
- 22.22** Todo el tejido de la gira está formado por células de Schwann. a) Verdadero, b) Falso.
- 22.23** Hay despolarización en la generación de un impulso nervioso a lo largo del axón y en la transmisión a través de una sinapsis. a) Verdadero, b) Falso.
- 22.24** El potencial de acción (pico) se ajusta al principio de todo o nada. a) Verdadero, b) Falso.
- 22.25** Los axones gruesos conducen impulsos con más lentitud que los delgados. a) Verdadero, b) Falso.
- 22.26** La conducción saltatoria se relaciona con los axones que tienen nodulos de Ranvier. a) Verdadero, b) Falso.
- 22.27** La vaina de mielina de los nervios de los vertebrados es un magnífico conductor de la corriente eléctrica. a) Verdadero, b) Falso.
- 22.28** Relacione las descripciones de la columna A con los nombres de la columna B

A	B
1. Un neuropéptido que aminora el dolor	a) Acetilcolinesterasa
2. Tiene acción semejante a la del opio	b) Vesícula sináptica
3. Ayuda a recargar la membrana sináptica	c) Noradrenalina
4. Fuente de neurotransmisor	d) Endorfina
5. Secretada por los nervios simpáticos	
6. Se fusiona con la membrana presináptica	
7. Producida por la glándula suprarrenal	

- 22.29** El **curare** es un veneno para flechas que al actuar en la víctima se adhiere a los receptores de la ACh e impide que ese neurotransmisor cumpla su acción fisiológica normal. El probable efecto del curare es a) una disminución del ritmo cardíaco, b) un incremento de la conducción nerviosa. c) parálisis, o) una mayor facilidad de aprendizaje.
- 22.30** El hipotálamo forma parte del a) encéfalo posterior, b) encéfalo medio, c) encéfalo anterior, d) médula espinal.

Respuestas

22.17 d)
22.18 b)
22.19 b)
22.20 a)
22.21 a)

22.22 b)
22.23 a)
22.24 a)
22.25 b)
22.26 a)

22.27 b)
22.28 1—d); 2—d); 3—a); 4—b); 5—c); 6—b); 7—c)
22.29 c)
22.30 c)

El sistema musculoesquelético: sostén y movimiento

23

El esqueleto óseo es el principal sistema estructural de los vertebrados. Junto con la piel, que es el mayor órgano del cuerpo, genera la forma básica del organismo. Además de su función mecánica de **sostén**, el sistema esquelético también sirve como el principal medio de **protección** de los órganos vulnerables del cuerpo. En combinación con el sistema muscular, el sistema esquelético produce el **movimiento del cuerpo**. Los huesos o formaciones óseas individuales funcionan como palancas movidas por músculos situados en puntos estratégicos. Las contracciones de músculos específicos generan los movimientos de las extremidades y de las partes del cuerpo.

23.1 SISTEMAS DE SOSTEN DE LOS INVERTEBRADOS

ESQUELETO HIDROSTÁTICO

Los sistemas de sostén de los invertebrados primitivos se basaban en la relativa incompresibilidad del agua y otros líquidos de ese tipo. Los **sistemas hidrostáticos** que aún existen están integrados por una cavidad llena de líquido y rodeada por músculos.

EJEMPLO 1 Las cavidades internas de la hidra y otros cnidarios tubiformes, de los platelmintos e incluso de los anélidos son ejemplo del uso de una cavidad gastrovascular (en las hidras y planarias) o del **celoma**, más complejo, como esqueleto hidrostático. Cuando se contraen ciertos músculos estratégicamente situados, aumentando así la presión del líquido que llena el tubo, el organismo puede alterar su forma o moverse. La segmentación del cuerpo permite efectuar respuestas locales aún más refinadas, como la prolongación locomotriz. La especialización y el refinamiento de los movimientos también son promovidos por el reblandecimiento de la cutícula, ya que una cutícula rígida no permitiría los movimientos de vaivén necesarios para nadar o escurrirse entre las partículas del suelo.

EXOESQUELETOS

El **exoesqueleto** de los artrópodos es un notable avance en cuanto a los mecanismos estructurales de sostén. A los artrópodos, grupo que incluye más de un millón de especies de insectos, se les considera los colonizadores mejor adaptados del medio terrestre. Entre los vertebrados, solamente los mamíferos emulan a los insectos, los arácnidos y los ciempiés en cuanto a adaptabilidad a los medios terrestres áridos. El esqueleto externo de esos animales con patas articuladas es fundamental para su extraordinaria adaptación. En la mayoría de los casos, el exoesqueleto no sólo brinda soporte estructural y protección a los órganos blandos internos, sino además impide la deshidratación de las formas terrestres gracias a la presencia de una capa cerosa externa. Los músculos se insertan en diferentes partes del esqueleto y su disposición se presta al movimiento de las flexibles articulaciones. En el caso del exoesqueleto, dichos músculos están fijos por **dentro** del esqueleto en vez de por fuera, como se observa en los vertebrados.

23.2 EL ENDOESQUELETO DE LOS VERTEBRADOS

Es probable que el sistema más eficaz de sostén sea el **endoesqueleto** (esqueleto interno) de los vertebrados, una estructura interna de **hueso y cartilago** (Cap. 4) que sostiene, da forma y protege al cuerpo y al mismo tiempo le proporciona un conjunto de palancas que elevan al máximo la potencialidad de realizar intrincados y rápidos movimientos. Los esqueletos óseos, que suelen persistir como fósil mucho tiempo después de que se degradaron por completo las partes blandas del cuerpo, nos han servido como importantes indicios de la historia evolutiva de los vertebrados. La comparación anatómica de las formas vertebradas superficialmente divergentes revela la semejanza básica de todos los vertebrados: una correspondencia de hueso a hueso que es, muy probablemente, uno de los principales argumentos que pueden esgrimirse en defensa de la hipótesis de un origen ancestral común.

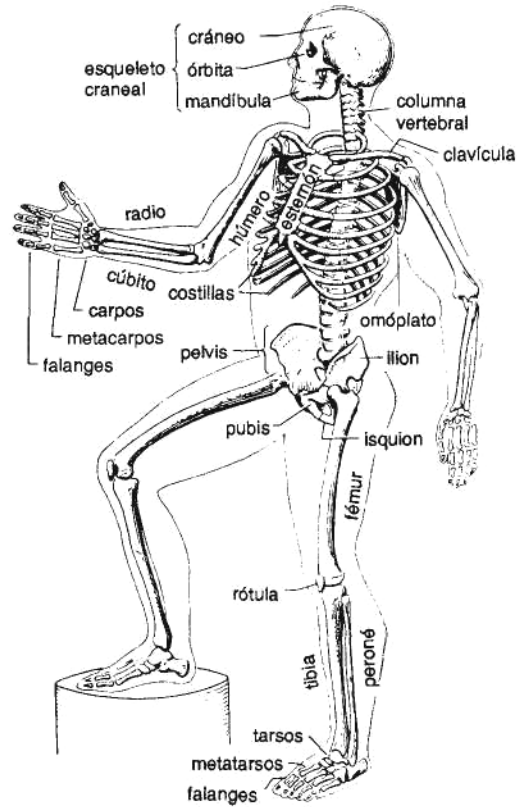


Fig. 23.1 El esqueleto humano. (De Storey cols.)

La rigidez del esqueleto interno de los vertebrados se combina con la flexibilidad que dan a la estructura ósea los movimientos de sus conexiones o **articulaciones**. Los 206 huesos individuales del esqueleto humano adulto (Fig. 23.1) están presentes en el **esqueleto axial**, que consta de cráneo, columna vertebral (espinas dorsales) y caja torácica, o en el **esqueleto apendicular**, formado por brazos, piernas y **cinturas** (pélvica y pectoral) a las que están unidos esos apéndices o extremidades. Las cinturas deben su nombre a que circundan la región en la que se localizan.

DESARROLLO ESQUELÉTICO

Todo el esqueleto se deriva del mesodermo. A lo largo del tubo neural, que es de origen ectodérmico, empieza a formarse desde el principio del desarrollo una serie de bloques mesodérmicos regulares. Dichos bloques, llamados **somitas**, son reflejo del patrón de segmentación que se observa en la estructura corporal de casi todos los

phyla animales de los anélidos en adelante. La formación del tubo neural va precedida por una resistente pero flexible varilla de tejido mesodérmico llamada **notocorda** y es inducida por ella. Partes de la notocorda y de las somitas se combinan para formar la columna vertebral, es decir, la cubierta ósea de la médula espinal.

La migración de células mesodérmicas a partir de las somitas y de otros rebordes mesodérmicos da origen a la mayor parte del esqueleto axial. Grupos independientes de células mesodérmicas dan origen a casi todos los huesos protectores del cráneo (**neurocráneo**) y a las prominencias óseas y huesos pequeños del oído (**viscerocráneo**). El esqueleto apendicular se deriva de las **yemas de las extremidades** que en los seres humanos aparecen al final del primer mes de desarrollo. Dichas yemas, formadas por un núcleo central de células mesodérmicas no especializadas cubierto casi completamente por una delgada capa de ectodermo, preceden a las extremidades que aparecerán poco después. En un principio se forma cartílago para delinear los huesos de los apéndices, pero ese tejido es reemplazado en buena parte por

hueso verdadero casi al final del desarrollo de las extremidades.

EL SISTEMA ESQUELÉTICO Y LA HOMEOSTASIS

El sistema esquelético cumple funciones homeostáticas de tres maneras. Primero, el mantenimiento de un estado uniforme suele demandar respuestas conductuales a los cambios ambientales. Esas respuestas dependen del sistema musculoesquelético, el cual produce movimientos en general y locomoción en particular.

Segundo, los eritrocitos y otros elementos celulares formados de la sangre son producidos por la médula ósea roja que constituye el núcleo de los huesos largos del cuerpo. Los depósitos de médula ósea producen más de 50 millones de glóbulos rojos por minuto. El tejido **mieloide** de la médula ósea también produce leucocitos granulares y plaquetas. La constancia de esos elementos celulares formados se mantiene gracias a la acción de hormonas como la **eritropoyetina** sobre los tejidos hemopoyéticos. La eritropoyetina se forma en la sangre (a partir de un precursor secretado por los riñones) cuando se abaten los niveles de oxígeno en los tejidos.

Tercero, el sistema esquelético almacena en forma dinámica minerales como el calcio y el fósforo y, en menor grado, sodio, magnesio y manganeso. Los depósitos de esos minerales en los huesos y los dientes forman parte de una reserva que responde a hormonas reguladoras de la paratiroides y la corteza suprarrenal.

MOVIMIENTO

Como sería de esperar, los huesos del esqueleto axial tienden a ofrecer la máxima protección al encéfalo, la médula espinal y los órganos blandos del tórax. Por consiguiente, su estructura no se presta para grandes movimientos. Los huesos individuales del cráneo están unidos por **suturas**, las cuales no permiten virtualmente ningún movimiento en torno a su estrecho ajuste. Las vértebras tienen los movimientos limitados que permiten doblar la espalda y la caja torácica puede elevarse o descender respecto a su posición de reposo gracias a los músculos **intercostales**, situados entre las costillas. Por el contrario, los huesos del esqueleto apendicular tienen mucho mayor flexibilidad en sus articulaciones. Se mantienen unidos gracias a unas bandas resistentes de tejido conectivo, los **ligamentos**, que permiten varios movimientos tipo palanca y, en algunos casos, incluso la rotación completa de la articulación.

Los músculos encargados del movimiento del esqueleto están unidos a los huesos por haces de tejido conectivo llamados **tendones**. Los tendones también pueden mantener unidos a los músculos.

En general, el movimiento ocasionado por un músculo en contracción implica la participación de una

base estacionaria y una base móvil. El punto de fijación del músculo al hueso relativamente estacionario se llama **origen**. El punto de fijación al hueso móvil se denomina **inserción**. Un tipo de movimiento afecta a una sola articulación tipo bisagra. La contracción de la masa muscular interna reduce el ángulo de la articulación, un movimiento conocido como **flexión**. La contracción de los músculos situados en el borde externo del sistema de bisagra aumenta el ángulo de la articulación, un movimiento llamado **extensión**. Las articulaciones de la cadera, el hombro y la rodilla del ser humano realizan movimientos más complejos.

Todos los músculos producen sus efectos al contraerse. Los movimientos opuestos de una articulación se deben a la existencia de pares de músculos **antagónicos** que al contraerse ejercen efectos contrarios.

EJEMPLO 2 El **bíceps** es un músculo cuya inserción está en el **radio**, uno de los huesos del antebrazo, y cuyo origen está en el omóplato (hueso del hombro). Al contraerse, el bíceps hace que el antebrazo se flexione (es decir, que se acerque al brazo). El **tríceps**, que está situado en el lado opuesto al del bíceps y corre a lo largo de la superficie externa del brazo, tiene su origen en el **húmero** (el hueso del brazo) y su inserción en una extensión del **cubito** (el otro hueso del antebrazo) situada poco más allá de la articulación. Al contraerse, el tríceps produce la extensión del antebrazo. El bíceps y el tríceps son un par de músculos antagónicos que regulan la posición del antebrazo mediante acciones que, a pesar de ser de índole opuesta, son resultado de la contracción.

23.3 ANATOMÍA Y FISIOLOGÍA DEL MÚSCULO DE LOS VERTEBRADOS

El movimiento, tanto interno como externo, es una de las peculiaridades distintivas de todos los animales. Es una característica indispensable de los organismos que deben obtener su alimento previamente elaborado porque no tienen la capacidad de sintetizarlo a partir de materias primas sencillas. En las amibas, el movimiento se debe al flujo del citoplasma líquido interno a lo largo de una prolongación tubular externa de citoplasma más sólido (Fig. 23.2). Esas prolongaciones, que se forman y vuelven a formar, se denominan **seudópodos**. Este **movimiento amibolde** permite a la amiba desplazarse sobre el sustrato con relativa lentitud mediante lo que podría llamarse un escurrimiento dirigido. Este tipo de movimiento también se observa en los leucocitos que fagocitan bacterias dentro del cuerpo humano, los cuales utilizan pseudópodos para envolver los objetos que van a fagocitar. El movimiento de tipo remo de los cilios y los flagelos (véase el Cap. 4) representa el segundo mecanismo de

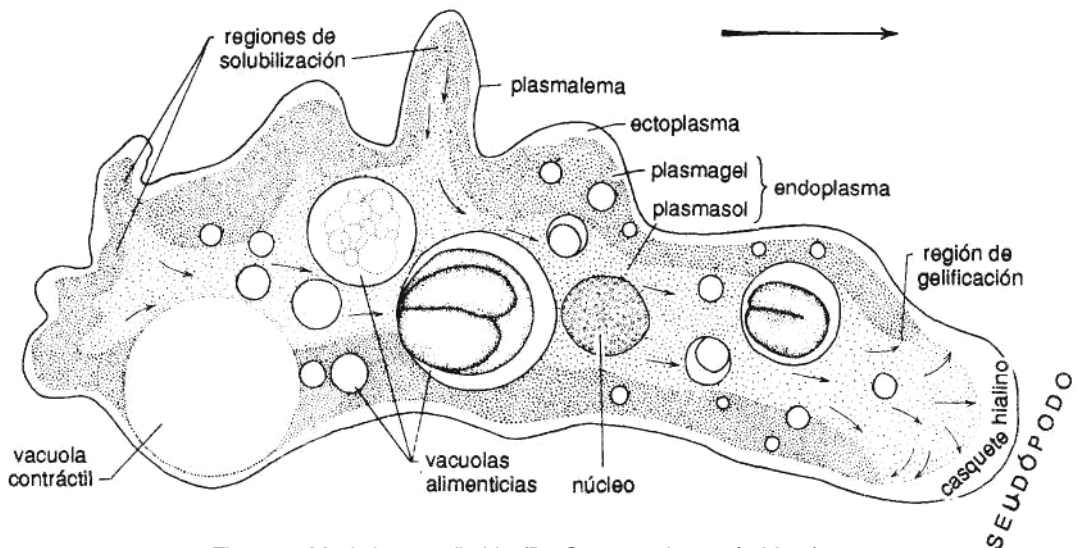


Fig. 23.2 Movimiento amiboide. (De Storer y cols., según Mast.)

movimiento significativo para el desplazamiento de las células animales. Sin embargo, es probable que la contracción muscular sea el mecanismo más importante para la locomoción de casi todos los invertebrados y es, desde luego, el fundamento de la locomoción y de la mayor parte de los movimientos internos de los vertebrados. En las últimas décadas se ha venido logrando una idea bastante clara de las principales características del músculo esquelético de los vertebrados.

MÚSCULO ESQUELÉTICO

El músculo que mueve al esqueleto se denomina **músculo esquelético**, aunque también se conoce como **músculo voluntario** o **estriado**. Como estos nombres lo indican, este músculo está unido a los huesos, está bajo control voluntario y presenta bandas transversales al verlo con el microscopio.

La unidad básica del músculo es la célula o **fibra muscular**. Sin embargo, como se aprecia en la figura 23.3, el músculo esquelético tiene varios niveles de organización por arriba y por abajo de ese nivel celular. Las fibras musculares están agrupadas en forma de haces llamados **fascículos** (Fig. 23.3b). Dichos haces, junto con el tejido conectivo, los nervios y los vasos sanguíneos, forman el músculo, el cual está rodeado por una gruesa capa de fascia por debajo de la piel.

La fibra muscular en sí es una célula larga y delgada con varios núcleos y una membrana celular llamada **sarcolema**. Dentro de cada fibra hay muchos haces en forma de varilla denominados **miofibrillas**. Cada una de

estas últimas consta de un conjunto repetitivo de estructuras que se aprecian como bandas transversales de distintas tonalidades (Fig. 23.3e). Las bandas de las diferentes miofibrillas de cada fibra coinciden perfectamente, lo que hace visible la estriación de las fibras musculares esqueléticas.

Cada unidad repetitiva de este patrón de bandas de la miofibrilla recibe el nombre de **sarcómero**. El sarcómero está delimitado en ambos extremos por una estructura tipo placa, llamada **línea Z**, que atraviesa por completo a la miofibrilla. A cada lado de la línea Z se prolongan longitudinalmente filamentos de una delgada proteína: la **actina** (Fig. 23.3g). Hacia el centro del sarcómero, dichos filamentos se entrelazan con otra proteína longitudinalmente dispuesta, pero más gruesa, denominada **miosina**. (Como se verá más adelante, la interacción de estas dos proteínas es la base de la contracción muscular.) En corte transversal, cada filamento de miosina está rodeado por seis filamentos de actina (Fig. 23.3r).

Cada sarcómero está rodeado por un retículo **sarcoplásmico** (RS), una densa red de conductos análoga al retículo endoplásmico (Fig. 23.3d). El RS contiene altas concentraciones de iones de Ca^{2+} , los cuales son liberados durante la contracción muscular. Unas invaginaciones del sarcolema situadas más o menos a la altura de las líneas Z forman túneles muy profundos llamados **túbulos transversos** o **T** (Fig. 23.3d). Estos conductos participan en la conducción de los potenciales de acción por toda la fibra.

Según la teoría del filamento deslizante, la contracción muscular se debe a la fijación repetitiva de los miofilamentos de miosina a los filamentos de actina, seguida

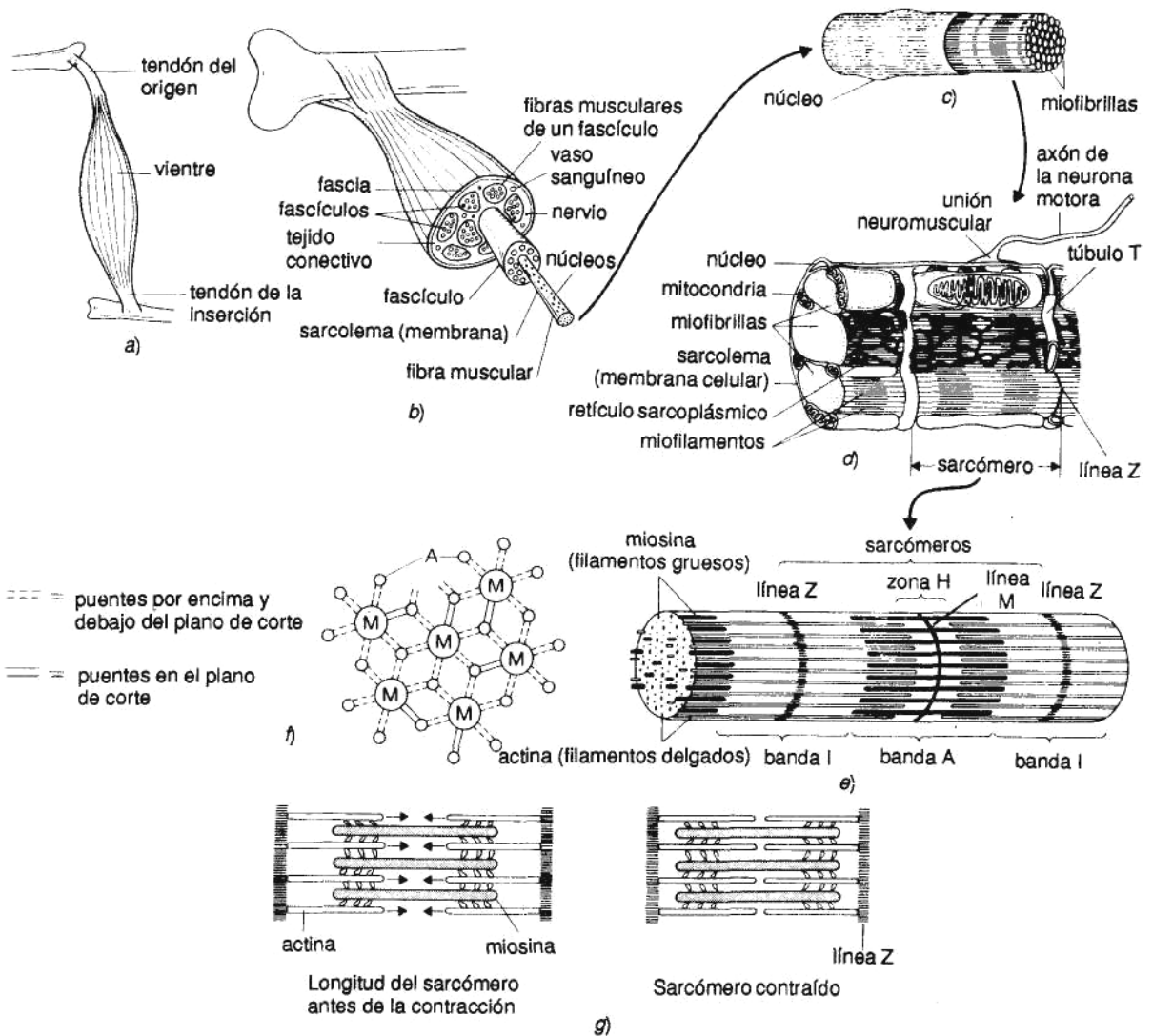


Fig. 23,3 Niveles de organización del músculo: a) músculo completo; b) corte transversal del músculo; c) disposición de las miofibrillas en la fibra muscular; d) detalle de una miofibrilla; e) detalle de una miofibrilla en el que se aprecia la disposición espacial de la actina en torno a la miosina; f) corte transversal de una miofibrilla en el que se aprecia la disposición espacial de la actina en torno a la miosina; g) sarcómero en reposo (izquierda) y sarcómero contraído (derecha).

por un tirón de los filamentos de actina a partir de ambos extremos del sarcómero hacia el centro, lo que tiene por consecuencia el acortamiento de la fibra. Los filamentos no se contraen en absoluto, simplemente se deslizan uno respecto al otro.

El miofilamento de miosina es un conjunto de proteínas de miosina, cada una de las cuales consta de una larga cauda entretrejada en el conjunto, una región de pivote (o charnela) y una compleja cabeza globular que asoma a partir del miofilamento (Fig. 23.4). El pivote de

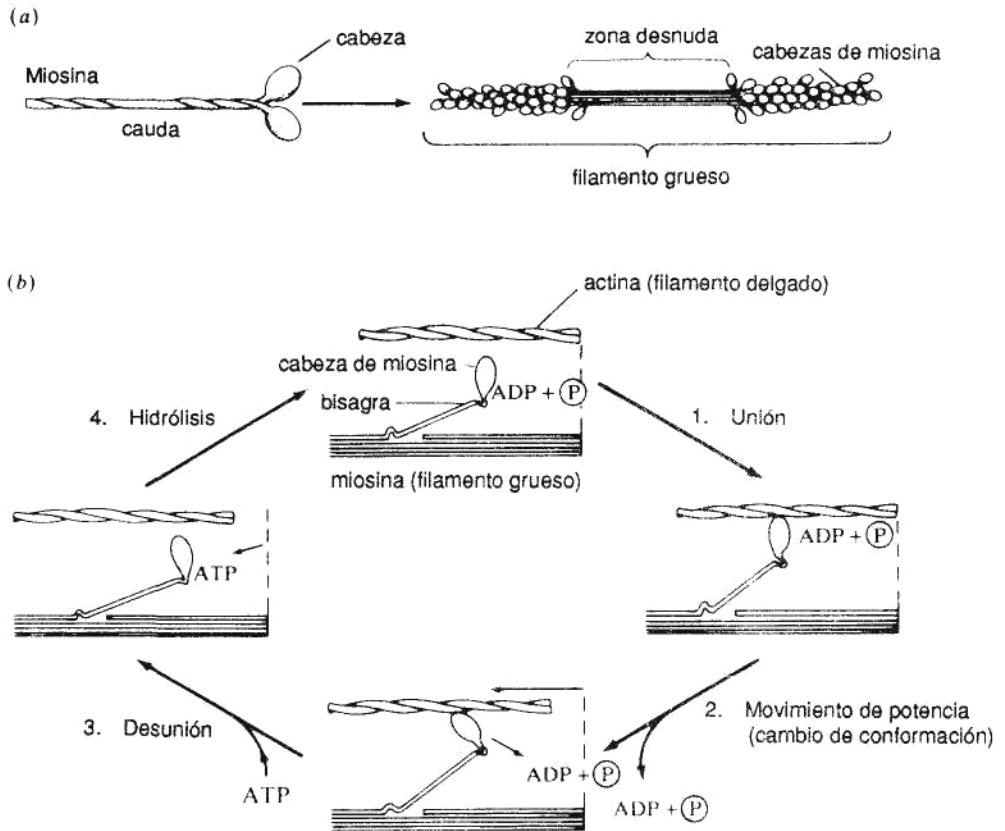


Fig. 23.4 a) Esquema de una sola molécula de miosina (izquierda) y del ensamblaje de muchas moléculas de miosina para formar un filamento grueso (derecha), b) Los cuatro pasos principales de la contracción muscular.

la cabeza, cuando está unida al filamento de actina, es lo que tira de este último hacia el centro del sarcómero. El movimiento es mediado por el ATP: la cabeza de miosina, que también es una enzima, convierte el ATP en ADP y utiliza la energía liberada para pivotar y adherirse al filamento de actina. Luego se libera el ADP y la cabeza pivotea a su posición original, tirando longitudinalmente de la actina hacia el centro. Una vez liberado el ADP, un nuevo ATP puede unirse a la cabeza de miosina, haciendo que se despegue de la actina y vuelva a comenzar el proceso. Un gran número de rapidísimas repeticiones de esta secuencia hace que la actina sea introducida de modo semejante a un sistema de piñón y cremallera. Al terminar la contracción, la actina es liberada y se desliza pasivamente hacia su posición original.

En el músculo esquelético, la contracción es iniciada por un impulso nervioso motor. Igual que sucede con las neuronas, el sarcolema en reposo se polariza. Cuando un potencial de acción llega a la unión neuromuscular,

el axón libera un transmisor y así reduce la polarización a través del sarcolema. Si la reducción alcanza el nivel umbral se dispara un potencial de acción en la fibra. Los túbulos T permiten la transmisión de ese potencial de acción hasta lo más profundo de la fibra, de modo que todas las miofibrillas son estimuladas prácticamente al mismo tiempo y se contraen como unidad.

En el músculo en reposo, la unión entre la miosina y la actina es inhibida por una proteína, la tropomiosina, que bloquea en la actina el sitio de fijación de la miosina. Esta proteína es mantenida en su sitio por otra proteína, la troponina. La despolarización del sarcolema y de los túbulos T estimula la liberación de Ca^{2+} a partir de cada retículo sarcoplásmico hacia su sección de la miofibrilla. Los iones de Ca^{2+} liberados por el RS efectúan un cambio en la forma de la troponina y eso hace que la tropomiosina desocupe la actina y la deje en libertad para unirse a la miosina. Al terminar la contracción, una bomba de calcio extrae los iones de Ca^{2+} y los retorna al RS,

de modo que el complejo tropomiosina-troponina vuelve a adherirse al filamento de actina y así se suspende la contracción.

MÚSCULO CARDIACO

El músculo cardiaco está formado principalmente por células mononucleadas estriadas. Dichas células tienden a ramificarse y a formar marañas con otras células. La unión entre dos de tales células se caracteriza por la presencia de un disco Intercalar, es decir, una adaptación de ajuste muy estrecho entre las dos membranas que ofrece resistencia relativamente mínima al paso de los potenciales de acción de una célula a otra. La ramificación de las células y la facilidad de paso de los potenciales de acción entre ellas se parecen a las de un sistema nervioso y permiten que la despolarización recorra todo el corazón y genere una contracción casi simultánea de todas las células de cada cámara. Como se vio al estudiar el corazón, esta contracción unitaria es indispensable, sobre todo en los ventrículos, para generar suficiente presión a fin de bombear la sangre a través del cueipo.

Aunque el ritmo cardiaco es modulado por el sistema nervioso autónomo, el latido se inicia gracias a las células excitatorias del nodo sinoauricular de la aurícula derecha. Por tanto, el corazón tiene la capacidad de latir sin necesidad de una estimulación nerviosa externa.

El potencial de acción de las células musculares cardiacas es 20 a 50 veces más duradero que el del músculo esquelético, de modo que el periodo de contracción es por ello más prolongado. Es probable que ese retraso se deba a una disminución transitoria de la permeabilidad de la membrana al Ca^{2+} y al Na^+ , fenómeno que ocurre justo después de la despolarización máxima. Asimismo, el músculo cardiaco tiene un periodo refractario más prolongado que el del músculo esquelético.

MÚSCULO LISO

Las fibras musculares lisas son mononucleadas y mucho más pequeñas que las del músculo esquelético. Aunque pueden existir como fibras laxamente dispuestas e inervadas en forma independiente (p. ej., en los músculos ciliares, el iris del ojo y los músculos piloerectores que

hacen que el vello se erice), lo más común es observarlas como grupos densos en órganos como el intestino, el útero y los uréteres. Cada fibra forma con sus vecinas **uniones Intercelulares firmes** o **estrechas**, en las cuales las membranas celulares yuxtapuestas casi se fusionan. Esto permite la transmisión de los potenciales de acción a través de grupos de fibras y de ese modo se logra una coordinación no neural del grupo muscular, lo que se traduce en oleadas de contracción. Por ejemplo, en el **peristaltismo** del aparato digestivo esas oleadas se ven como un anillo de contracción que se desplaza a lo largo del intestino y va empujando el material situado delante de él.

Los mismos elementos y procesos de contracción operan en el músculo liso y en el estriado, aunque en el liso parece haber mucho más actina y menos miosina. Aunque existe un alineamiento longitudinal de las fibras, es muy frecuente que éstas se encuentren dispuestas en ángulos extraños unas respecto a otras.

El músculo liso es estimulado por el sistema nervioso autónomo y también responde a la estimulación hormonal; sin embargo, también es capaz de generar sus propios potenciales de acción. Debido quizás a los ritmos oscilatorios de las bombas de Na^+ , a través de algunas membranas del músculo liso existe constantemente un **ritmo lento de ondas** de despolarización. Si la cresta de una de esas oleadas alcanza un nivel umbral, se forma un potencial de acción que se difunde a través del resto del grupo muscular. El músculo liso exhibe potenciales de acción tan duraderos como los que se observan en el músculo cardiaco. Estas características de despolarización diversas hacen que la contracción y el relajamiento del músculo liso sean más prolongados que los de otros tipos musculares.

El músculo liso también es capaz de mantenerse contraído por largos ratos. Se ha sugerido que los filamentos deslizantes que provocan la contracción tienden a adherirse unos a otros, manteniendo así la contracción del músculo sin utilizar cantidades extra de ATP.

Otra particularidad única del músculo liso es su tendencia a contraerse al ser estirado. Según parece, el estiramiento reduce el potencial de membrana, lo que al combinarse con el ritmo lento de ondas normal genera un potencial de acción. Esta característica es importante en un músculo que se encuentra en órganos huecos que deben expulsar su contenido al terminar de llenarse.

Problemas resueltos

23.1 Como se vio en la figura 23.3e, cada sarcómero está dividido en líneas, bandas y zonas que

corresponden a estructuras de la miofibrilla o a áreas de traslape de esas estructuras. Con base

en lo que el lector ya sabe acerca de la estructura y el funcionamiento del sarcómero, explique de qué consta cada una de esas líneas, bandas y zonas. (La **línea M** está formada por un engrasamiento del centro de un miofilamento de miosina.)

La línea Z es la estructura que sirve de anclaje a los filamentos de actina. La **banda I (isotrópica)** está formada por actina no traslapada que se prolonga a ambos lados de la línea Z (y que por tanto pertenece a dos sarcómeros). La **banda A (anisotrópica)** es de miosina. Los márgenes más oscuros de esta banda son las regiones de traslape entre la actina y la miosina (los cuales, dado que son más gruesos que las regiones no traslapadas, son más oscuros). El centro más claro de la banda A, llamado **zona H**, es la sección de miosina que no se traslapa con la actina.

- 23.2** Con base en la hipótesis del filamento deslizante, ¿qué cambios esperaría ver el lector en las diversas líneas, bandas y zonas del sarcómero durante la contracción?

Durante la contracción, los filamentos de actina son arrastrados hacia adentro a lo largo de los miofilamentos de miosina. Esto hace que las líneas Z se aproximen unas a otras. Por otra parte aumenta el traslape de la actina y la miosina; por consiguiente, se adelgaza la banda I, que es de actina no traslapada. La banda A corresponde al miofilamento completo de miosina y, dado que la miosina no sufre cambios en su longitud durante la contracción muscular (lo que también cabe decir de la actina), la banda A no sufre cambios. Sin embargo, la zona H, que es de miosina no traslapada, se vuelve más estrecha y a la vez los márgenes más oscuros de la banda A se engruesan. La línea M permanece idéntica.

- 23.3** Cada fibra muscular esquelética, o mejor dicho, cada **unidad motora** formada por una o varias fibras musculares, es inervada por un solo axón. Cualquier estímulo suficiente para causar excitación despolariza las membranas (**sarcolemas**) de todas y cada una de las fibras musculares que integran la unidad motora y produce en ellas una respuesta de todo o nada. Sin embargo, el músculo esquelético puede responder de manera gradual, es decir, que uno puede regular la fuerza y la cantidad de movimiento. ¿Cómo es posible esto?

El músculo entero está integrado por unidades motoras. Los estímulos más intensos afectan a un mayor número de tales unidades. De ese modo, la respuesta gradual depende en parte del número de unidades motoras que responden a ese estímulo en particular. La situación se complica un poco debido a que, en vez de un solo impulso, la estimulación axonal

ocurre generalmente como una serie de potenciales de acción que recorre el nervio. Esas andanadas de impulsos se suman en cualquier unidad motora y de esa manera producen una respuesta mayor en comparación con la ocasionada por un solo impulso. (Si la frecuencia de los impulsos es suficientemente alta ocurre una contracción sostenida, de máxima magnitud, llamada **tétanos**.) De este modo, los efectos sumatorios en cada unidad también contribuyen a generar respuestas graduadas.

La existencia de fibras **rápidas** (de pronta respuesta) y **lentas** (de respuesta más pausada) también modifica la respuesta contráctil global a cada estímulo.

- 23.4** La inervación y las características eléctricas internas de las fibras musculares se relacionan muy estrechamente con su función. ¿Cómo se refleja esa relación en cada uno de los tres tipos musculares?

Los músculos esqueléticos tienen como función dar respuesta a los cambios en el medio externo. Por tanto, no es sorprendente que sean estimulados por neuronas motoras voluntarias. Por lo regular están inervados en forma individual y se contraen independientemente de sus vecinas. Esto da al organismo una gran potencialidad para ejecutar respuestas motoras considerablemente coordinadas y a la medida de cada nueva situación. La capacidad de la masa muscular para generar una respuesta graduada es otra inapreciable adaptación para responder a la estimulación externa. La penetración de los túbulos T en las fibras asegura que el potencial de acción llegue a todas las miofibrillas prácticamente al mismo tiempo, de modo que toda la fibra se contrae como unidad.

El corazón humano late tenazmente unas 100 000 veces al día en promedio, enfrascado en la única y repetitiva tarea de bombear sangre. Esta singularidad funcional se refleja en el hecho de que produce sus propios potenciales de acción en el nodo sinoauricular, el cual sólo se somete a la modulación del sistema nervioso autónomo. La presencia de discos intercalares en el músculo cardíaco permite la transferencia de potenciales de acción a otras células. De este modo, a diferencia del músculo esquelético, las fibras actúan en combinación unas con otras en vez de hacerlo en forma independiente. Esta característica, aunada a la presencia de células especiales conductoras y excitatorias, garantiza que las cámaras del corazón, en particular los ventrículos, se contraigan más o menos como unidad. Las cualidades conductoras relativamente lentas de las fibras auriculoventriculares aseguran que haya un retraso entre la contracción auricular y la ventricular. El período refractario más prolongado del músculo cardíaco impide arritmias al evitar que las áreas recién contraídas del corazón respondan a los potenciales de acción provenientes de áreas que se contraen un poco más tarde durante el ciclo del latido.

Aunque las tareas del músculo liso son muy diversas, todas sus actividades son involuntarias; por tanto, es inervado por el sistema nervioso autónomo. Dado que este músculo responde a cambios en el medio interno, también es estimulado por hormonas. Al igual que el músculo cardíaco, las fibras de músculo liso forman entre sí uniones celulares firmes, de modo que los potenciales de acción viajan a través de la masa muscular. Esto permite generar las oleadas de contracción coordinadas, por ejemplo las relacionadas con el peristaltismo, tan necesarias para muchos órganos dotados de músculo liso. Por otra parte, al igual que el músculo cardíaco, el músculo liso puede generar sus propios potenciales de acción. Dado que muchas de las funciones del músculo liso son ondulaciones locales y continuas, estos potenciales de acción miógenos liberan al sistema nervioso de la tarea de provocar constantemente las contracciones. La larga duración de los potenciales de acción del músculo liso es la base de las prolongadas y lentas contracciones necesarias para las respuestas viscerales. Esta función se facilita gracias a la tendencia del músculo liso a contraerse al estirarlo; este fenómeno se debe a una reducción del potencial de membrana durante el estiramiento.

23.5 ¿En qué aspecto puede decirse que el movimiento amiboide tiene los mismos fundamentos que la contracción muscular?

En el movimiento amiboide, que consiste en el flujo de un núcleo interno de endoplasma líquido hacia la "envoltura" de ectoplasma más rígido del seudópodo en formación, la fuerza de propulsión puede ser un empujón proveniente de atrás o un tirón realizado desde el frente. Hace tiempo, ese empujón o tirón se atribuía al plegamiento secundario de las proteínas celulares. Ahora se cree que la actina participa de manera específica en la formación del cilindro de ectoplasma gelatinoso dentro del cual fluye el endoplasma. Es probable que ese flujo ocurra cuando la actina que integra el tubo interactúa con la miosina para producir la contracción. En la hipótesis del empujón se postula que la contracción ocurre en un sitio posterior para crear una fuerza proveniente de atrás, como cuando se oprime el fondo de un tubo de dentífrico. En la hipótesis del tirón, la contracción de la región anterior (borde de ataque) del seudópodo succionarla el endoplasma hacia adelante. Sea cual sea el mecanismo, lo más probable es que el deslizamiento de los filamentos de actina y miosina sea la causa del flujo.

Problemas complementarios

- 23.6 ¿De qué propiedad del agua depende el esqueleto hidrostático de los invertebrados? a) transparencia, b) incompresibilidad. c) alto calor específico, d) todas las opciones anteriores, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 23.7 Una de las principales desventajas del exoesqueleto es que impide la continuidad de la a) especialización. b) protección, c) crecimiento, d) glucólisis. e) todas las opciones anteriores.
- 23.8 En los vertebrados óseos, la formación de hueso suele ir precedida por la presencia de a) quitina. b) almidón, c) cartílago, d) plaquetas, e) glucógeno.
- 23.9 El tríceps flexiona el antebrazo, a) Verdadero, b) Falso.
- 23.10 El músculo involuntario no tiene actina ni miosina, pues carece de estriás. a) Verdadero, b) Falso.
- 23.11 Las estilaciones del músculo esquelético se deben a la presencia de discos intercalares. a) Verdadero, b) Falso.
- 23.12 La actina es en realidad una proteína globular organizada en forma de una larga estructura tipo collar de cuentas que consta de dos cadenas helicoidales, a) Verdadero, b) Falso.
- 23.13 Los puentes tiran de la cadena de actina conforme las cabezas de miosina retornan a su conformación no energizada. a) Verdadero, b) Falso.
- 23.14 La troponina se une a la actina e impide la fijación de la miosina. a) Verdadero, b) Falso.
- 23.15 Se necesita ATP tanto para el mecanismo del filamento deslizante como para el mantenimiento de la bomba de Ca^{2+} . a) Verdadero, b) Falso.

Respuestas

23.6 b)
23.7 c)

23.8 c)
23.9 b)

23.10 b)
23.11 b)

23.12 a)
23.13 a)

23.14 b)
23.15 a)

Conducta animal

24.1 ¿QUE ES LA CONDUCTA?

La **conducta** es un conjunto de actividades mediante las cuales el animal se orienta respecto a su medio externo. Si bien las formas más claras de conducta se manifiestan en términos de una serie observable de movimientos, también pueden incluir respuestas internas de índole adaptativa.

EJEMPLO 1 Un organismo expuesto a calor demasiado intenso tiende a desplazarse hacia la sombra. Al mismo tiempo puede alterar la distribución de su sangre para facilitar la pérdida de calor por radiación superficial hacia el medio.

Los patrones conductuales suelen centrarse en la obtención de alimento, la busca de pareja, el cuidado de las crías, la protección contra peligros y otras tareas vitales para el individuo. La conducta depende en forma integral de los sistemas muscular, esquelético y endocrino.

Los **tactismos** son formas sencillas de conducta que se observan incluso en los protozoarios unicelulares y que permiten al organismo orientarse respecto a las condiciones de su medio.

EJEMPLO 2 Una euglena (protozoo unicelular) tiende a nadar hacia la luz. Esto implica una respuesta automática relativamente sencilla mediada por el ocelo fotosensible del organismo y es un caso típico de tactismo.

En relación estrecha con los tactismos están las **cinésis**: cambios en la velocidad de movimiento realizados por estímulos ambientales.

EJEMPLO 3 En algunos insectos se observa una mayor tasa de actividad en las regiones áridas y una menor en las regiones húmedas. Debido al mayor grado de movimiento y al incremento consecuente en la actividad migratoria en las regiones áridas, los insectos se acumulan gradualmente en los ambientes húmedos, donde la tendencia a emigrar es considerablemente menor.

El estudio de la conducta es un campo relativamente nuevo de la biología y tiende a ser más descriptivo y menos analítico que otras disciplinas. Uno de los peligros de analizar los patrones de actividad de otros animales es la probable tendencia de los investigadores a adjudicar a motivos, deseos y objetivos humanos las acciones animales que les sean conocidas. Este problema es particularmente agudo en el área de la intención, en la cual no tenemos capacidad alguna para determinar lo que un animal realmente quiere al efectuar una serie de actividades. La intensidad de la compulsión interna, sea cual sea su naturaleza, se denomina **impulso**. La **etología**, que es el estudio comparado de la conducta desde un ángulo evolutivo, suele estudiar los impulsos relacionados con la alimentación, el sexo, el cuidado de las crías, etc. Al parecer, tales impulsos son motivaciones resultantes de una perturbación del equilibrio interno del animal. Son modificados por factores internos o presentes en el medio y por impulsos que en algunas ocasiones se denominan **instintos**.

EJEMPLO 4 Un animal que no ha comido por largo tiempo sufre cambios en su equilibrio interno que se expresan en su comportamiento de búsqueda de alimento. Según se piensa, retos homeostáticos como el abatimiento del azúcar en la sangre son los elementos de motivación interna que disparan el impulso del hambre. En este fenómeno intervienen complejas vías neurales y hormonales; el hipotálamo parece ser el mediador esencial de los impulsos conductuales. Si el animal está enfermo o débil, lo más probable es que su impulso sea menos intenso que en un organismo totalmente sano. Asimismo, cabe la posibilidad de que ya experiencia previa también module la intensidad del impulso. En el caso de primates superiores como el ser humano, es muy probable que una intensa nevada nos desaliente a tal grado que no salgamos de casa para comprar comida a pesar de necesitarla.

24.2 COMPONENTES DE LA CONDUCTA

Las capacidades internas para la ejecución de patrones conductuales determinados varían de una especie a otra.

Las aves trinan de un modo peculiar y los leones acechan y capturan presas muy veloces. A todas luces, la conducta tiene una base genética innata. Sin embargo, el comportamiento también se modifica con la experiencia; la interacción con el medio puede modificar e incluso provocar patrones específicos de conducta. Una vieja disputa en cuanto a la participación relativa de la herencia (programas genéticos internos) y el medio (influencias ambientales) quedó resuelta en esencia al aceptarse que la conducta es resultado tanto de las características innatas del organismo como de sus interacciones con el medio, las que se van acumulando a través de la vida.

Una de las principales aportaciones al conocimiento de la conducta se deben al laboratorio de Konrad Lorenz, quien en compañía de sus discípulos desarrolló la disciplina de la etología entre los años de 1926 y 1939. Su descubrimiento de los componentes innatos subyacentes de la conducta les permitió comparar las respuestas conductuales de distintos grupos de organismos. Asimismo, estos investigadores colocaron la conducta en el escenario de los fenómenos evolutivos que deben ser estudiados como parte de un esquema global de mejor adaptación de la especie.

PAUTAS FIJAS DE ACCIÓN Y LIBERADOR

Lorenz y Nicolaas Tinbergen demostraron que ciertos patrones de conducta ocurren de modo invariable y son los componentes innatos que integran el repertorio conductual genéticamente determinado del organismo. Una **pauta fija de acción (PFA)** es una respuesta constante a cierto estímulo evocador, llamado **estímulo señal**. Cualquier estímulo de este tipo proveniente de otros miembros de la misma especie recibe el nombre de **liberador**. Si el liberador es una característica física inalterable de cada miembro de la población, puede servir para provocar respuestas estereotípicas que faciliten las interacciones sociales dentro de un grupo y que se conviertan en una medida de la constancia de los intercambios entre los miembros de un grupo.

EJEMPLO 5 En varias especies de aves los polluelos tienen marcas distintivas en el interior de sus picos. Cuando abren el pico, esas marcas funcionan como liberadores para estimular las respuestas de alimentación de crías en los progenitores. Introducir alimento en el pico del polluelo es una pauta fija de acción innata de los padres que asegura el cuidado de las crías y el mantenimiento de la población. La causa **primera** (inmediata) de la conducta de alimentación de crías es el liberador, aunque también puede pensarse que ya causa **última** (final) es la necesidad de cuidar de las crías para que la especie no se extinga. Por tanto, cabe decir que las PFA son mecanismos desarrollados a través del tiempo para realizar importantes adaptaciones relacionadas con la supervivencia.

Por común acuerdo, sólo se habla de liberadores en el caso de estímulos señal que sirven para la comunicación entre miembros de la misma especie. El funcionamiento de los liberadores es un ejemplo particularmente claro de la intervención de factores genéticos en la determinación de la conducta.

EJEMPLO 6 La gallina responde con una conducta protectora al escuchar el angustioso piar de su pollito. Su respuesta tiene la **apariencia** de ser mediada por cierta comprensión de la situación, seguida de una respuesta a la medida de las circunstancias. No obstante, si el piar del pollito es apagado con una campana de vidrio o plástico, aunque éste se encuentre en graves aprietos la gallina no responde, ni siquiera al ver claramente a su cría tratando angustiosamente de escapar. La restricción de la respuesta al estímulo sonoro sugiere la existencia de un circuito neural Innato encargado de esa conducta. Con todo, incluso en la relativa constancia de la relación entre liberador y PFA puede haber algunas modificaciones. La condición de la gallina, el volumen del sonido y la presencia de otros peligros en el medio pueden alterar el grado de la respuesta.

EJEMPLO 7 En el caso de un pececillo conocido vulgarmente como espinoso o lomo listado, durante la primavera el macho tiene una pigmentación roja muy intensa en la superficie ventral. Esto hace que otros machos reaccionen en forma agresiva cuando un macho invade sus territorios. Una copia exacta del pez macho pero sin la pigmentación roja no provoca esa respuesta, pero cualquier objeto rojo evoca una violenta reacción. Es obvio que el color basta como liberador de la respuesta agresiva. Según parece, el valor adaptativo de esa respuesta es la vigilancia de los territorios contra cualquier macho invasor de la misma especie. Una limitación de la utilidad de estas respuestas automáticas innatas es que la PFA fue descubierta en Holanda por Tinbergen cuando el paso de una vagoneta roja del correo frente a su laboratorio evocó movimientos agresivos en un espinoso macho que vivía en un acuario situado en una ventana.

MODIFICACIÓN A TRAVÉS DE LA EXPERIENCIA

La conducta puede estar asentada en circuitos neurales internos que brindan al animal una gama de posibles respuestas a señales ambientales específicas, pero dichas conductas pueden ser modificadas considerablemente a través de la experiencia. Hay ocasiones en que el animal tiene que enfrentar situaciones muy difíciles y elegir entre sus prioridades o jerarquizarlas. Un animal hambriento se dedica a buscar alimento, pero si se cierne sobre él algún peligro suspende esa búsqueda para huir. Es obvia la existencia de una jerarquía de urgencias y en casi todos los grupos el peligro ejerce un efecto máximo como controlador de las actividades que el impulso del animal por

el confort. En el capítulo 15 se estudió la participación del sistema nervioso simpático en el control de las prioridades.

Impronta conductual se refiere a una amalgama de conductas innatas y aprendidas en la que una experiencia en particular o una asociación efectuada durante un periodo crítico afecta de modo permanente la conducta futura del animal. Se ha demostrado que este fenómeno, estudiado inicialmente por Lorenz en términos de la identificación de los progenitores por los polluelos, también ocurre en una variedad de tipos de conducta. Lorenz usó el término **Impronta conductual** porque este fenómeno (también llamado **impresión** o **troquelado**) semeja una impresión permanente hecha en el encéfalo por la asociación o experiencia específica.

Lorenz descubrió que, cuando separaba grupos de gansitos de sus progenitores y tos exponía a un ser humano (Lorenz mismo) que imitaba el reclamo de los gansos adultos, los gansitos empezaban a seguir a esa persona como si fuera su progenitor natural. Este fenómeno se llama **Impronta paterna** y sólo ocurre durante los dos primeros días después de la eclosión. El breve periodo durante el que el organismo es sensible al estímulo de impronta conductual se denomina **periodo crítico**. Por lo general ocurre en las primeras etapas de la vida, pero algunos tipos de impronta también se presentan en la madurez. La impronta paterna también ocurre en condiciones naturales en otras especies; en los mamíferos, los estímulos olfatorios parecen tener un mayor efecto que los estímulos visuales asociados con la impronta paterna de las aves.

La impronta sexual ocurre durante las primeras asociaciones (la identificación de individuos con específicos para fines reproductivos). Lorenz descubrió que sus gansitos no soto lo seguían mientras maduraban, sino que intentaban aparearse con él al llegar la madurez. En algunas aves, la impronta también interviene en el aprendizaje del trino característico del macho. La capacidad innata de dominar un trino en particular es evocada por la exposición del animal a ese trino o a unas cuantas notas del trino. Puesto que algunas aves emiten su trino incluso cuando se les cría en aislamiento, la impronta no es un mecanismo universal para el aprendizaje de éste.

La **habituaición** consiste en la modificación de la conducta por disminución de la respuesta a los estímulos que se repiten. La pérdida de receptividad a los estímulos repetitivos puede ser útil para prevenir el desperdicio de energía y de atención en asuntos triviales. Los roedores responden a los chillidos de alarma de otros miembros de su grupo, pero si esos chillidos prosiguen y no se confirme el peligro, es probable que los animales ignoren los chillidos subsiguientes.

El **condicionamiento** consiste en el acoplamiento de estímulos irrelevantes con un estímulo natural primario que evoca una respuesta automática. Con el tiempo, el

animal queda condicionado al estímulo secundario (asociado) y responde a él como si fuera el estímulo natural. Esta asociación de PFA u otras respuestas innatas similares con nuevos tipos de estímulos señal amplía la capacidad del organismo para reaccionar de modo apropiado a los cambios ambientales, puesto que el proceso de condicionamiento hace que el animal deje de depender de un tipo de símbolo liberador para iniciar la acción.

Algunos patrones de conducta más complejos, como la capacidad de la rata para aprender a recorrer un laberinto, se deben al aprendizaje de tipo prueba y error. Esta modificación de la conducta también se denomina **condicionamiento operante**, proceso demostrado y estudiado a fondo por B. F. Skinner, un psicólogo de Harvard. La estrategia usada para el condicionamiento operante en el laboratorio incluye una continua vigilancia de la actividad del animal, de modo que se le dan recompensas cuando encuentra fragmentos correctos de conducta y no se le dan cuando responde con conductas inapropiadas. Finalmente, esa vigilancia produce un patrón conductual completo; por ejemplo, resolver un laberinto u oprimir una secuencia correcta de palancas para obtener una recompensa. En presencia de un entrenador y gracias a la aportación de recompensas adecuadas, el condicionamiento operante produce en poco tiempo, a partir de un conjunto de movimientos aleatorios, una secuencia de pasos que producen resultados. En condiciones naturales, el logro de un objetivo en particular es la recompensa que dirige las actividades aleatorias hacia el patrón conductual. Paso a paso, las repeticiones de prueba y error conducen al objetivo final. Una vez que se aprende un patrón conductual que da resultados, éste puede ser transmitido a otros miembros de la especie por imitación.

Un caso extremo de modificación de la conducta es la aplicación del discernimiento o el razonamiento en una situación nueva. Si un animal puede dirigir su conducta a fin de resolver un problema que jamás había encontrado en su experiencia previa, cabe decir que está usando el razonamiento. Según parece, en los seres humanos dicho razonamiento se basa en la imaginación de un modelo de la situación externa y la manipulación de conceptos encaminados a encontrar una solución aplicable al problema. Sin embargo, ese discernimiento o razonamiento también se observa en otros primates.

EJEMPLO 8 Se pone un chimpancé dentro de una jaula, del techo de la cual se colgó un trozo de la fruta favorita de éste. Por más que trata, el chimpancé no puede alcanzar la fruta, pero su vigilante puso dentro de la jaula varias cajas de diferentes tamaños. Después de rascarse la cabeza por un rato, el chimpancé empuja la caja más grande hasta situarla directamente abajo de la fruta; luego procede a apilar cajas más pequeñas sobre esa base hasta que por fin logra trepar en ellas y alcanzar la fruta. A todas luces, este tipo de

discernimiento va un paso más allá del condicionamiento operante.

24.3 PATRONES CONDUCTUALES CÍCLICOS

Muchas formas de conducta ocurren en forma rítmica. Parte del día está dedicada al sueño y otra parte es caracterizada por una intensa actividad. En ciertas épocas hay migraciones, pero en otras no. Muchos animales exhiben una periodicidad diaria de sus patrones de actividad que se aproxima a las 24 h; por tanto, tal periodicidad se conoce como **ciclos circadianos** (*circa*, "alrededor"). El ciclo natural de los seres humanos se aproxima más a las 25 h, pero tenemos que ajustarlo a los ciclos de 24 h del mundo físico.

Se ha postulado la existencia de mecanismos internos de relojería que controlan este fenómeno tan generalizado. La existencia de ese reloj interno es sugerida por la conducta cíclica que se observa en organismos que van desde los protozoarios unicelulares y las plantas hasta los primates avanzados. Según parece, los ciclos diarios de los organismos unicelulares se deben a señales provenientes del núcleo. Esos ciclos incluyen la mitosis (división celular), la síntesis de enzimas, los ciclos metabólicos y el movimiento. Una vez establecida, la actividad periódica prosigue durante largos periodos, incluso después de haber extirpado el núcleo. Sin embargo, la mayor parte de las células mueren poco después de extirparles el núcleo, de modo que estos descubrimientos tienen una aplicación muy limitada.

Al parecer, en el cerebro de los animales existe un cronómetro endógeno. Es muy obvio que las aves se rigen mediante los ciclos de luz y oscuridad en el medio, lo cual señala a la glándula apófisis (pineal) y a su producción foio dependiente de melatonina. Por otra parte, mucho se especula acerca del mecanismo que permite que un reloj central se comunique con otras partes del cuerpo a fin de sincronizar la totalidad de las respuestas asociadas con las formas de conducta rítmicas. Se tienen pruebas de que existen mecanismos neurales y efectos hormonales. Se cree que los ciclos de mareas (13 h) y los ciclos lunares influyen sobre los relojes internos de las criaturas de las playas y que lo hacen a través de mecanismos semejantes a los de los ciclos circadianos.

Se han efectuado varias investigaciones en las que voluntarios humanos son aislados de los indicios usuales que orientan al organismo en cuanto a las periodicidades diarias. Dichas personas, a las que por lo general se mantiene en el interior de profundas cavernas, quedan aisladas de los ciclos de luz y temperatura naturales y de la compañía de otros seres humanos cuyas actividades les indiquen la periodicidad diaria. Incluso en esas condiciones de prolongada separación del medio "natural", los

sujetos experimentales siguen manifestando los ciclos circadianos. El ciclo humano se aproxima a unas 25 h en vez de a 24 h, pero cuando los sujetos retornan a su medio acostumbrado y vuelven a ser estimulados por los cambios de luz y de oscuridad recuperan su patrón de 24 h.

24.4 CONDUCTA SEXUAL

Los patrones conductuales asociados con los procesos reproductivos son particularmente intrigantes. Los procesos de comunicación relacionados con el apresto del aparato sexual pueden ser muy complejos y sutiles y estar relacionados con intrincados rituales de cortejo. La actividad sexual de casi todos los organismos está restringida a una temporada relativamente corta. Esto significa que la conducta de apareamiento debe ser "encendida" en determinado momento y "apagada" en otro. Las formas de conducta sexual se relacionan con cambios periódicos de algunas características internas, como la actividad endocrina, las condiciones del sistema nervioso central y la tonicidad del aparato reproductor. Sin embargo, también son modificadas por factores ambientales como la intensidad de luz disponible, la cantidad de alimento con la que se pueden acumular reservas de grasa, la presencia de parejas potenciales, etc. Por lo común, el apareamiento en sí va precedido por un complejo **cortejo** ritual que funciona en sí como un riguroso mecanismo de selección natural. Durante el cortejo, únicamente los machos aptos y fuertes acaparan a las hembras, de modo que los machos ineptos son condenados a la exclusión reproductiva. Del mismo modo, la selección sexual, mecanismo que permite a la hembra ejercer su derecho a elegir al macho de su preferencia y apegarse a él, constituye un mecanismo para la perpetuación exclusiva de los machos más aptos (juzgados conforme a los parámetros femeninos de selección).

La totalidad de la respuesta sexual, que se extiende incluso al cuidado de las crías, implica el gasto de una cantidad considerable de recursos y de energía por parte del organismo. Asimismo, representa un compromiso no sólo para el bienestar del individuo, sino también para la supervivencia del grupo a largo plazo: tras la conducta sexual del individuo está la semilla del "autosacrificio" en aras del bienestar de la mayoría. El pago de un precio demasiado alto a cambio de ese compromiso altruista sería poco adaptativo, lo cual explica las limitaciones observadas en el tiempo que casi todos los organismos dedican al sexo. Se cree que los grupos que exhiben una ininterrumpida y constante dedicación a la actividad sexual o por lo menos un gran interés en ella —por ejemplo el ser humano— obtienen del sexo un beneficio secundario: el mantenimiento de una estructura comunitaria (familia).

La conducta sexual está integrada por muchos componentes diversos, tanto innatos como resultado de experiencias. Es probable que buena parte de la actividad conste de PFA evocados por una variedad de liberadores o de señales externas. Ciertos aspectos del cortejo y de apareamiento se aproximan a la actividad agresiva relacionada con el rechazo de un macho invasor por el macho que ya tenía marcado su territorio. En un momento crítico, los liberadores canalizan las actitudes agresivas y las convierten en movimientos sexuales cuando se trata de un miembro del sexo opuesto. El espinoso es un ejemplo específico de esa transformación del comportamiento agresivo en las actividades de cortejo y apareamiento. Con todo, la agresividad jamás queda enmascarada por completo por la conducta de cortejo y apareamiento. El espinoso macho expulsa a la hembra del nido después de que ésta puso sus huevos y de que él los inseminó (véase el Ejemplo 11). En algunos insectos y varios tipos de arañas, la hembra mata e incluso devora al macho inmediatamente después del apareamiento.

En muchos grupos animales las asociaciones sexuales son relativamente informales y pueden ocurrir entre cualquier par de individuos. Esta forma de sexualidad se denomina **promiscua**. Por el contrario, en muchas aves la asociación de las parejas dura toda la vida y se observa una gran fidelidad. Cuando un solo macho se relaciona con varias hembras, de modo que crea un harén, se usa el término **poliginia**. Si una sola hembra se apareara con varios machos, la asociación se llama polian-dria.

24.5 ORGANIZACIÓN SOCIAL

El grado de interacción entre los miembros de una especie varía desde el estilo de vida solitario de algunos grillos hasta las complejas sociedades de las hormigas y el ser humano. En cada nivel de estructura social debe haber cierto grado de comunicación para promover las formas de conducta que modulan el esquema social en cuestión. Esa comunicación social pueden ser reclamos, expresiones faciales, posturas del cuerpo o patrones de locomoción. En ciertos casos hay actividad cooperativa; en otros surgen interacciones agonísticas (de competencia). Ciertas formas de conducta son cohesivas, es decir, reúnen a los miembros del grupo en un sentido físico. Otras son **dispersivas** y tienden a separarlos. La formación de parvadas antes de emprender el vuelo de huida o el hacinamiento de un rebaño de vacunos formando un círculo en condiciones de peligro o de bajas temperaturas son ejemplos de conducta cohesiva. La segregación física de los machos de aves y lobos cuando marcan y defienden sus respectivos territorios es una conducta dispersiva.

COMPETENCIA

Muchos tipos de conducta se relacionan con una lucha entre individuos que se disputan ciertos recursos; por ejemplo, alimento, parejas o materiales de construcción. Puesto que los miembros de una especie tienen necesidades similares, lo más probable es que sostengan una **competencia** entre ellos a fin de procurarse los recursos escasos. Sólo en raras ocasiones la lucha termina en un combate cuerpo a cuerpo. Por lo común, la confrontación se basa en estilizadas exhibiciones de fuerza durante las cuales los **agonistas** (competidores) se amenazan mutuamente a través de actitudes agresivas, como mostrarse los colmillos, gruñir o fingir embates contra el oponente. Esas feroces exhibiciones, que son meramente simbólicas, se denominan **rituales**. La adquisición de rituales estereotípicos evita el derramamiento de sangre y debería ser ejemplo para las sociedades humanas. En poco tiempo, uno de los combatientes, que reconoce estar derrotado, exhibe una conducta ritualizada de **sumisión**.

EJEMPLO 9 Los lobos se traban en combate aumentando el espesor de su pelaje por piloerección, confrontando a su oponente, gruñendo, mostrando sus caninos y efectuando cortas embestidas. El lobo que ya tuvo suficiente mete la cola entre las patas, baja el pelo e incluso expone su vulnerable cuello. Estos rituales de confrontación evitan el combate directo y permiten que ambos miembros mantengan su aptitud y lleguen con su potencial genético a la siguiente oportunidad reproductiva.

Otra interacción competitiva consiste en el establecimiento de una **jerarquía de dominancia**. En esencia, dicha jerarquía es un orden de condición social basado en agresiones aleatorias. En el caso de las gallinas, en las cuales se estudió por primera vez este fenómeno, la gallina superior (alfa) subyuga el resto del gallinero y controla el acceso al alimento y a la reproducción mediante picotazos simbólicos. La segunda gallina en orden de importancia (beta) ejerce el mismo control sobre las gallinas inferiores a ella. Esta jerarquía continúa hasta llegar al individuo inferior del gallinero, víctima perpetua que no tiene otras gallinas a las que pueda controlar. Las jerarquías de dominancia son útiles para todos los miembros del grupo, ya que facilitan las interacciones sin tener que realizar luchas competitivas en cada ocasión.

La **territorialidad** es otro tipo de interacción competitiva en la que un individuo reclama durante un tiempo más o menos prolongado un determinado territorio. Este último es el lugar en el cual el individuo realiza las funciones importantes de su vida y es vigorosamente defendido por él. La territorialidad es un mecanismo importante pues garantiza que sólo los más aptos adquieran el control de los recursos escasos, ya que los menos aptos

tienen muy pocas probabilidades de adquirir y defender un territorio.

ALTRUISMO

El **altruismo** es una forma característica de conducta observada entre los animales sociales y en la cual uno o varios organismos sacrifican sus intereses individuales en aras del bienestar del grupo. En las sociedades humanas no es un fenómeno raro. Los soldados que en medio de la batalla se arrojan sobre una granada a punto de estallar para salvar a sus compañeros son personajes frecuentes en la literatura popular y las sagas cinematográficas. Sin embargo, la decisión humana de sacrificar la propia vida para salvar a otros se basa en un acto consciente que quizá no tiene paralelo en otras especies. En otros animales, esa actividad de autosacrificio debe constar, por completo o en parte, por patrones conductuales innatos. Por ejemplo, en varias especies de roedores de campo la colonia entera se pone en alerta al escuchar los chillidos de alarma de exploradores que arrostran en su sitio el peligro mientras advierten a los demás que deben huir. Ciertas formas de conducta altruista, como el cuidado que brindan a la abeja reina las obreras de la colmena, las cuales no tienen participación genética directa en cuanto al bienestar de las abejas más jóvenes, también se deben a vías hereditarias, ya que dichas conductas altruistas se manifiestan sin necesidad alguna de aprendizaje o desarrollo cultural.

Puesto que al sacrificarse el animal altruista también sacrifica su oportunidad de transmitir los genes del altruismo a la siguiente generación, ¿cómo es posible que esos genes permanezcan en la población? W. D. Hamilton planteó el concepto de la **selección consanguínea** para explicar el mantenimiento de los genes del altruismo. Su teoría empezó con el planteamiento de que el éxito evolutivo de un gen específico no sólo depende del éxito de los individuos que lo poseen, sino del aumento de la frecuencia de ese gen en la siguiente generación. Con el fin de hacer aun más clara la diferencia, en la siguiente explicación nos enfocaremos en el gen en vez de en el individuo, lo cual es una manera novedosa de estudiar el cambio evolutivo.

Al estudiar los genes que controlan o generan la conducta altruista no sólo debe considerarse el destino reproductivo del altruista, sino el éxito reproductivo de sus parientes, que son portadores de un conjunto génico similar. Si la actividad de un altruista (que sacrifica sus privilegios reproductivos a cambio del bienestar del grupo) fomenta la aptitud de sus consanguíneos cercanos, quienes se encargarán de transmitir esos genes altruistas a la siguiente generación, el altruismo se perpetuará. Puesto que el centro de esta explicación se enfoca en la evolución colectiva de parientes muy cercanos (consanguíneos), se utilizó el término selección consanguínea

para describir esta serie de fenómenos. En términos de la supervivencia y el éxito de un gen determinado o de un conjunto de genes, el grado de parentesco que hay entre el grupo consanguíneo es fundamental, ya que los individuos estrechamente emparentados tienden a compartir un mayor número de genes.

Las investigaciones sobre la tendencia de los individuos a ser indulgentes en el altruismo han demostrado que la conducta altruista de muchas especies suele hacerse extensiva a los parientes cercanos con los que el altruista tiene genes en común. Esto fomenta el éxito reproductivo global de los grupos o clanes de parientes. Esa aptitud centrada en los parientes como grupo y no en los individuos, recibe el nombre de **aptitud inclusiva**. La razón por la que ha perdurado el altruismo es el incremento de la aptitud inclusiva: es probable que el altruista llegue a un callejón sin salida, pero de ese modo sus parientes, que tienen los mismos genes e incluso el del altruismo, tienen mayores probabilidades de sobrevivir y diseminar sus genes.

SOCIEDADES ANIMALES

En muchas especies, las interacciones íntimas de los miembros y la acción adaptativa de cooperación se facilitan gracias a la formación de estructuras sociales permanentes llamadas **sociedades**. A todas luces, dichas sociedades requieren: complejos mecanismos de comunicación; capacidad para reunir las necesidades y conductas de los individuos y lograr una superestructura integral; y los medios que permiten garantizar la perpetuación de la sociedad de una generación a la siguiente.

Las sociedades complejas son más comunes entre los insectos y los vertebrados, sobre todo en los vertebrados con encéfalos muy desarrollados. En el caso de los insectos, la estabilidad social se basa en una rígida delegación de funciones que se efectúa de un modo invariable. Se observa un rígido sistema de clases y los miembros de cada casta exhiben formas de conducta que dependen en buena medida de componentes instintivos innatos. Son muy pocas las variaciones que pueden detectarse en cuanto a la naturaleza de esas tareas. La integración se logra en general por medio de interacciones químicas entre los miembros del grupo. En el caso de las abejas, la colmena puede estar integrada hasta por 100 000 individuos. Casi todos los miembros de la colonia son hembras. Los pocos machos, denominados **zánganos**, tienen como única función aparearse con la **abeja reina** en el momento en que ésta sale del huevo. Aparte de la reina y de los pocos zánganos, la comunidad está integrada por varios miles de hembras **obreras**. Esta casta se subdivide en **nodrizas**, encargadas de alimentar a las larvas que están eclosionando de los miles de huevos puestos por la reina, **domésticas**, cuya función es construir y mantener las celdillas de cera y

vigilar la colmena contra los depredadores, y **forrajeras**, que salen de la colmena para recolectar el alimento necesario para mantener a la comunidad. Aunque cada obrera vive menos de dos meses, en ese lapso pasa por cada una de esas fases "ocupacionates".

En las sociedades de vertebrados los individuos tienden a ser más independientes y a tener una programación menos rígida que la de los insectos sociales. Las sociedades de vertebrados se caracterizan por la presencia de jerarquías de dominancia en vez de en sistemas de castas. Los miembros alfa y beta de tales jerarquías no sólo disfrutan los privilegios del acceso inmediato al alimento y a las parejas sexuales, sino también comparten la responsabilidad de cuidarse a sí mismos y de proteger contra el peligro a los individuos inferiores a ellos en la jerarquía de dominancia.

Entre los monos y simios, la estructura social tiende a ser compleja y capaz de modificarse a través de la experiencia. La variación de la estructura social básica es particularmente notoria en las sociedades humanas, aunque los lazos sexuales tienden a influir en las configuraciones familiares de casi todas las sociedades. Los valores y el inculcar normas sociales es la base del desarrollo de una **cultura**: ideas y símbolos de índole abstracta que se transmiten de una generación a la siguiente y que suelen ser representadas en iconos, libros, obras de arte, etc.

FUNCIONES DE LA COMUNICACIÓN

Las sociedades se mantienen gracias a las continuas interacciones de sus miembros. Esas interacciones se relacionan con la **comunicación**, la transmisión de información de un individuo a otro. Esa información puede basarse en respuestas agresivas, receptividad sexual, existencia de recursos raros en el entorno o sentimientos o deseos más sutiles. Para la comunicación pueden usarse medios visuales, sonidos, olores e incluso sabores. Muchas de las respuestas conductuales de los insectos y hasta de los vertebrados se basan en la elaboración de sustancias químicas que provocan respuestas determinadas.

EJEMPLO 10 Parte de la eficiencia de las abejas en cuanto a la localización de alimento es la capacidad de las exploradoras para regresar a la colmena y señalar a las demás abejas forrajeras, mediante una "danza", la dirección y la distancia de las fuentes alimenticias. Según lo demostró Karl von Frisch, esta **danza de agitación abdominal** ejecutada por las exploradoras contiene información sorprendentemente detallada acerca de la posición del alimento. La índole del alimento queda comunicada cuando la exploradora regurgita el néctar directamente encima del grupo de forrajeras que va a efectuar la recolección.

La comunicación constante permite vigilar las condiciones de la estructura social y permite hacer ajustes para mantener la estabilidad. En el caso de la abeja, la percepción de cualquier incremento de la temperatura en el interior de la colmena da por resultado que muchas obreras empiecen a batir intensamente sus alas y de ese modo se reduce la temperatura. Este mecanismo primitivo de acondicionamiento de aire sólo puede ser eficaz si las condiciones de temperatura son amplia y rápidamente comunicadas.

24.6 MECANISMOS DE COMUNICACIÓN

Las hormonas participan en la comunicación al influir sobre la formación o modificación de las estructuras usadas como instrumentos de señalamiento.

EJEMPLO 11 En la primavera, el espinoso macho secreta hormonas que producen la intensa coloración roja de su vientre. Cuando el macho busca aguas poco profundas para construir un nido, desde luego bajo la continua influencia de esas mismas hormonas, queda expuesto a las hembras, que son atraídas por la coloración roja. A la vez, el cuerpo lleno de huevos de la hembra atrae la atención del macho, con lo que se inicia una danza de cortejo que culmina con la oviposición en el nido. En cuanto la hembra abandona el nido, el macho insemina los huevos y permanece en su sitio para hacerse cargo del cuidado de los alevines, que no tardan mucho en eclosionar. En este caso, las hormonas generan todas las señales visuales que controlan el cortejo y la conducta de apareamiento.

Las hormonas también participan en la comunicación al fomentar impulsos que producen formas de conducta que poseen un importante componente de comunicación. También pueden inducir la formación de estructuras liberadoras de impulsos y conductas. Esto es muy evidente en el caso del desarrollo sexual. Con los cambios hormonales puede parecer que las estructuras actúan como liberadores del cortejo, inducen movimientos de apareamiento y ayudan a generar los programas para el cuidado de las crías. Las acciones sexuales recíprocas depende de un intercambio constante de información entre los participantes. En el ser humano y quizá también en los simios, las características sexuales secundarias que anuncian la presteza y la disponibilidad de las parejas potenciales para la actividad sexual son particularmente aparentes en la mujer por la curvatura general de su cuerpo, la prominencia de sus glándulas mamarias y su tono de voz. Desde luego, esas características dependen en cierta medida de los esteroides sexuales de las gónadas.

Las **feromonas**, sustancias químicas de comunicación muy eficaces, también se conocen como **hormonas**

sociales. Al igual que las hormonas circulan dentro del individuo para ejercer un efecto de integración y regulación de las funciones internas, las feromonas pasan entre los individuos de un grupo y producen formas de conducta integradoras.

Una de las primeras feromonas descubiertas fue el atrayente sexual de las hembras de ciertas polillas, gracias al cual los machos vuelan hacia la hembra. Como sucede con todas las feromonas, el atrayente sexual es una molécula orgánica relativamente pequeña que es transportada por el aire y muy eficaz, incluso en cantidades diminutas. En una especie de polillas basta que la hembra emita unas cuantas moléculas para atraer machos desde una distancia hasta de 1.5 km. La eficacia de la feromona depende de la sensibilidad olfatoria del individuo que la recibe.

Se demostró que las feromonas también sirven como marcadores de límites territoriales, señales de peligro y reguladores del desarrollo de las castas entre los insectos sociales. Un caso particularmente interesante de función hormonal es la emanación "fúnebre" que desprenden las hormigas muertas o moribundas. Esta sustancia moviliza a las obreras circundantes y las hace expulsar del hormiguero al individuo moribundo, una conducta muy útil para mantener la salud y la limpieza de la colonia entera. Cuando se logró aislar esta feromona, al aplicársela a una obrera perfectamente sana las demás hormigas la transportaron hasta el exterior del hormiguero. La hormiga regresó al interior, pero de inmediato fue expulsada nuevamente. Después de varias tentativas infructuosas de reingreso, la hormiga experimental se dio por vencida. Esto prueba el alto grado de automaticidad de la conducta en las sociedades de insectos, lo que deja muy escaso margen para innovaciones o razonamientos.

24.7 DETERMINISMO BIOLÓGICO Y CONDUCTA

En el contexto del presente capítulo, el **determinismo biológico** es una teoría que atribuye las principales características y patrones de conducta de cada organismo a la influencia genética. Por ejemplo, en el caso de las agrupaciones sociales de los insectos y los primates, esa teoría postula que los genes imponen importantes limitaciones a la conducta. Aunque se acepta que la experiencia y la cultura son influencias modificadoras, se considera que las interacciones sociales básicas son resultado de la selección evolutiva de programaciones genéticas.

E. O. Wiison, un respetado experto en sociedades de insectos, propuso (*Sociobiology*, 1975) que la mejor manera de comprender la conducta es examinarla desde un punto de vista evolutivo. Según Wiison, incluso los aspectos de la sociedad humana que son estudiados tradicionalmente por sociólogos y politólogos (como la guerra, la estructura familiar y las normas ciudadanas), pueden comprenderse mejor como el resultado de la supervivencia diferencial de ciertos genes. Esta extensión de la perspectiva biológica (evolutiva) hacia el terreno sociológico ha despertado una gran controversia. Si bien es cierto que puede haber flexibilidad en cuanto a la expresión individual de un determinado patrón hereditario, muchos críticos del determinismo biológico sostienen que la plasticidad (variabilidad) de nuestras instituciones sociales contradice el concepto de una selección de programas genéticos. También se ha criticado el corolario de esa teoría: si nuestro desarrollo es conducido y limitado por los programas genéticos seleccionados en el pasado, la capacidad de mejorar nuestros potenciales y talentos está igualmente limitada.

Problemas resueltos

- 24.1** Se llama antropomorfismo a la inclinación por definir la realidad en términos de los conceptos y los deseos humanos. Por ejemplo, eso implica la adjudicación de sentimientos, pensamientos y móviles de acción humanos a otras especies animales que no pueden tenerlos. ¿De qué manera puede obstaculizar el antropomorfismo una investigación científica?

La evaluación objetiva de una conducta en sí puede ser deformada si se proyecta sobre el acto una motivación humana. Es necesario recabar datos de una manera abierta e imparcial antes de efectuar la evaluación. De lo contrario, el mecanismo que produce

las formas de conducta determinadas puede pasar inadvertido. Otra dificultad es el posible surgimiento de una posición prejuiciosa (moralista) cuando se estudia la conducta animal. Esto no sólo es injusto, sino que hace desmerecer la evaluación honesta de la conducta que se está estudiando. Asimismo, el antropomorfismo puede limitar el rigor ejercido en la búsqueda de explicaciones más adecuadas a los modelos no humanos. Sin embargo, esta postura científica de oposición al antropomorfismo no significa —como creen algunas personas mal informadas— que los posibles sentimientos o motivaciones en los que se basa la conducta animal no tengan nada en común con los de la conducta humana. Dicha postura no afirma nada en absoluto; se trata

sencillamente de un intento de conservar la objetividad y permitir que el experimento rinda sus resultados.

24.2 En 1973, el premio Nobel de fisiología o medicina fue compartido por Konrad Lorenz, Nicolaas Tinbergen y Karl von Frisch. Estos tres investigadores son considerados los padres de la etología y al concedérseles el premio Nobel por sus investigaciones se acrecentó inmesurablemente la validez del estudio evolutivo de la conducta.

Antes de ellos, los estudiosos de la conducta tenían más formación como psicólogos que como biólogos. Sus herramientas de estudio eran la rata blanca y aparatos de condicionamiento como el laberinto (una caja con una serie de rutas que el animal tenía que aprender a resolver) o la **caja de Skinner**, un aparato con una palanca o botones que tenían que ser oprimidos en cierta secuencia para que el animal obtuviera una recompensa. Estas investigaciones psicológicas, denominadas colectivamente **conductismo**, se basaron en teorías de aprendizaje según las cuales el condicionamiento producía y refinaba los patrones conductuales. ¿Cuál es la diferencia entre este enfoque y el de la etología?

Lo que se destaca en la etología son las tendencias innatas, por ejemplo las PFA y las bases instintivas de la conducta, en vez del condicionamiento. Por otra parte, el etólogo estudia una amplia variedad de organismos, a menudo en condiciones de campo, lo cual se contrapone al estrecho ambiente de laboratorio de la escuela conductista. Al etólogo le interesa mucho más evaluar la conducta desde un ángulo evolutivo, es decir, el efecto de la selección sobre los componentes genéticos de los potenciales conductuales innatos.

24.3 ¿En qué se diferencian la fatiga y la habituación?

En la fatiga, que puede abarcar componentes neurales sensoriales y motores, lo que se deteriora es el estado funcional de la vía neural. En el conocido caso de la fatiga resultante de la contracción continua de un músculo, la acumulación de ácido láctico y el agotamiento del combustible (glucógeno) nulifican la capacidad del músculo para seguir trabajando. Es probable que el sitio donde se asientan estos cambios fundamentales sea la placa motora terminal; también pueden ocurrir otros cambios químicos que impiden la llegada del impulso al aparato de contracción. En un circuito sensorial, un caso similar de fatiga puede implicar la interferencia de la unión sináptica con el receptor terminal. Por tanto, la fatiga comprende cambios celulares que vuelven parcial o totalmente inoperante al nervio, a la unión neuromuscular o al músculo en sí.

En el caso de la habituación, que es un tipo de aprendizaje muy sencillo, el ajuste se debe a un

fenómeno ocurrido al nivel del sistema nervioso central en vez de a cambios en la unidad neuromuscular. El organismo ignora sencillamente los estímulos repetitivos que le parecen triviales. Los sitios locales de actividad funcionan perfectamente. Como regla general, la habituación es más duradera (hasta varios días) que la efímera insensibilidad resultante de la fatiga. Otra peculiaridad de la habituación es que puede ser cancelada de inmediato por el sistema nervioso central si se presenta una situación que aumente el grado de alerta. Ese mayor grado de alerta no altera los fenómenos celulares relacionados con la fatiga, aunque puede provocar cierta actividad en un circuito neural fatigado si amplifica en forma considerable la estimulación.

24.4 Diversos animales volátiles o nadadores recorren grandes distancias para llegar a lugares específicos y muchos también emprenden el viaje de regreso. ¿Qué mecanismos permiten a estas criaturas migratorias orientarse mientras viajan?

Los animales que recorren grandes distancias, sea por única vez en la vida o como un patrón migratorio normal y repetitivo, cuentan con muchas formas conductuales innatas y hasta aprendidas para lograr su objetivo. El animal migratorio puede responder a programaciones innatas en las que están fijadas ciertas instrucciones correspondientes a la época del año. En ciertos casos, las aves vuelan en una dirección por varias semanas y luego cambian de rumbo para compensar su trayectoria global de viaje. Este fenómeno se coordina con los patrones de viento que ayudan a las aves a efectuar el recorrido. El peligro de estos patrones conductuales relativamente rígidos es que una alteración inusitada del patrón de los vientos prevalecientes puede conducir a un desastre a las aves migratorias. Según se cree, las tortugas y algunos peces migratorios también cuentan con un programa de rumbo fijo.

En el caso de algunas aves migratorias, el patrón fijo de vuelo es sustituido por cierta capacidad de evaluación del terreno. Esta habilidad para encontrar un lugar determinado, fenómeno cuya exactitud da la impresión de que las aves pudieran medir latitudes y longitudes geográficas, se denomina sentido **de mapa**. Se tienen pruebas de la existencia de tal capacidad, pero su estudio es muy difícil, tanto en un laboratorio como en el campo. La paloma mensajera, un animal experimental muy usado, posee **sentido de orientación**, es decir, la capacidad de distinguir los puntos cardinales, *tie* modo que se comporta como si dispusiera de una brújula. El principal fundamento de esta capacidad para orientarse respecto al eje norte-sur es la posición del sol. Dado que la posición del sol cambia según la hora del día, este sentido de brújula debe basarse en una interacción de la posición solar con un reloj interno. Si tales aves son mantenidas en condiciones de iluminación artificial y se les altera su reloj interno cambiándoles los horarios de día y de noche, también se altera su sentido

de orientación. William T. Keeton demostró que cuando no disponen de luz solar directa, las aves usan un sistema de respaldo basado en la orientación respecto a los campos magnéticos del planeta. Este Investigador fijó imanes a algunas palomas y barras de latón a otras. En los días soleados no se observa diferencia alguna: pero en días nublados las palomas que portaban imanes se confundían y parecían perder su sentido de orientación, mientras que las palomas portadoras de barras de latón seguían orientándose normalmente.

Es muy probable que las aves que vuelan por la noche se orienten mediante las estrellas, tal como lo hacían los antiguos navegantes durante sus viajes de exploración.

- 24.5 Desde el punto de vista de la genética y la evolución, ¿qué problema representa el concepto del altruismo?

Mientras planteaba su teoría de la selección natural, Charles Darwin estaba sumamente intrigado por la perpetuación de la conducta de altruismo, pues el altruista suele morir sin dejar huella genética en la siguiente generación. A los biólogos modernos también los intrigó la persistencia de esos caracteres, pues la selección parecía operar contra ellos. ¿Cómo era posible que la disposición de un individuo a adoptar una postura vulnerable en bien de otros miembros de su especie, no emparentados con él, se hubiera perpetuado en vez de extinguirse? Si bien es cierto que el altruista brinda adaptabilidad al grupo entero al promover el bienestar general, sus probabilidades de reproducirse son menores que las de los miembros más egoístas del grupo, de modo que sus genes debieron desaparecer paulatinamente al ser desplazados por los complejos genéticos en los que se basa el egoísmo. La persistencia del altruismo ha generado varias hipótesis especulativas.

- 24.6 En general, se entiende como selección natural el reto que el ambiente representa para los fenotipos individuales; de este modo, los fenotipos mejor adaptados sobreviven y se reproducen, mientras que los mal adaptados producen menos descendientes. En ciertas circunstancias, los individuos mal adaptados no se reproducen en absoluto (Cap. 12). Como resultado de esta reproducción diferencial, las poblaciones cambian con el tiempo y llegan a reflejar en su distribución génica el éxito de los individuos mejor adaptados. Así, la selección natural actúa sobre los individuos pero son la población y la especie las que evolucionan.

A mediados de la década de 1950, V. C. Wynne-Edwards de la Universidad de Edinburgo planteó la hipótesis de que quizá la selección natural opera sobre grupos enteros y no sobre individuos. Las relaciones que existen dentro de los grupos podrían conferir las ventajas y desventajas

que sirven como "grano para el molino evolutivo". Wynne-Edwards estaba particularmente interesado en la necesidad de limitar el tamaño de las poblaciones naturales para evitar la sobrepoblación y la consecuente inanición masiva. Uno de los mecanismos que permiten limitar el número de individuos en las poblaciones y garantizar la tranquilidad social son los gestos altruistas de los débiles en aras del bienestar de los fuertes. Cuando existe una jerarquía de dominancia, los machos inferiores se apartan y suprimen su actividad reproductiva en favor de sus superiores, que supuestamente son más aptos. Asimismo, las actitudes conciliatorias del agonista menos agresivo pueden considerarse un acto altruista que impide el desperdicio de sangre y energía resultantes de una confrontación prolongada. ¿Puede usarse el concepto de la selección de grupos para explicar la persistencia del altruismo en un grupo determinado?

La idea de que la selección de grupos podría explicar el altruismo era muy seductora, pero no podía explicar realmente la persistencia de esa conducta. Es probable que el altruismo favorezca la capacidad de supervivencia del grupo, pero la tendencia de los individuos altruistas a producir menos descendientes dentro del grupo debería conducir a su extinción respecto a los individuos egoístas cuya aptitud es fomentada por la existencia de altruistas. La selección de grupos vuelve obvia la ventaja que el altruismo aporta a la población, mas no explica la viabilidad reproductiva del altruista, lo que es el meollo ('el problema).

- 24.7 En el caso de las abejas, las obreras son en efecto hermanas de la reina, ya que esta última proviene del mismo conjunto de huevos del que nacen las numerosas obreras. La reina recibe un trato especial (alimentación, alojamiento, etc.) y a eso se debe su transformación. Las obreras son estériles. Cuando la reina pone sus huevos, sus hermanas obreras alimentan a las larvas que emergen de ellos y que se transformarán en abejas juveniles al terminar el estadio pupal. Desde luego, cuidar la descendencia de otro individuo es un claro ejemplo de altruismo y to mismo cabe decir de la peligrosa tarea de proteger la colmena. En opinión del lector, ¿a qué mecanismo se debe la persistencia de los genes que respaldan ese altruismo de las abejas? [Pista: las abejas macho (zánganos) son haploides; la reina es diploide.]

Puesto que el macho es haploide y aporta todos sus genes al cigoto y que la hembra aporta un complemento genético aleatorio que representa la mitad de sus genes (no olvide la meiosis), todas las hermanas tienen en común tres cuartas partes de sus genes.

Dado que están genéticamente emparentadas y que comparten con sus hermanas más genes de los que compartirían con sus descendientes potenciales (que sólo tendrían la mitad de sus genes), atender a las crías de una hermana brinda a las abejas una mayor conveniencia genética que la observada en otras especies. Por tanto, el altruismo de las abejas es un ejemplo muy adecuado de la importancia de la selección consanguínea y la aptitud inclusiva.

- 24.8** La selección consanguínea opera entre individuos genéticamente emparentados. El **altruismo recíproco** es una relación altruista entre individuos no emparentados. En tal caso, el altruista no asegura la perpetuación de sus genes. ¿Cuál sería la ventaja adaptativa de este tipo de altruismo?

En términos adaptativos, la única manera de entender la extensión de la conducta altruista presentada

en este caso es que se espera una reciprocidad, es decir, el regreso del favor en una ocasión futura. Muchos actos de altruismo son relativamente triviales, como cuando un primate le rasca la espalda a otro porque así es más fácil la tarea. Tal actividad altruista es muy común en los grupos de primates muy unidos y la intimidad del grupo promueve la reciprocidad, lo que muy pronto conduce a la identificación de los individuos que aceptan tales favores pero no ofrecen sus servicios.

En las especies que exhiben altruismo recíproco es indispensable la reciprocidad, ya que de lo contrario empieza a prevalecer la conducta egoísta. La existencia de una actividad altruista específica puede generar, en sí y de por sí, modelos que sirven como ejemplo a los demás miembros del grupo. Aunque es probable que la disponibilidad para emular esos modelos de altruismo se encuentre cimentada en elementos genéticos, medirla sería sumamente difícil.

Problemas complementarios

- 24.9** El efecto de los factores culturales sobre la conducta es más intenso en a) las amibas, b) los platelmintos, c) los seres humanos, d) los patos, e) los tiburones.
- 24.10** Las explicaciones evolutivas a largo plazo (adaptación, etc.) de ciertas formas conductuales específicas se basan en a) causas proximales, b) causas últimas, c) una ausencia causal, d) ninguna de las opciones anteriores.
- 24.11** En la polémica acerca de los papeles relativos de la naturaleza y la crianza, los defensores de la primera postura afirman que lo importante en cuanto al individuo es su a) aprendizaje, b) tendencia a ingerir alimentos naturales, c) material genético, d) conjunto de experiencias iniciales, e) todas estas opciones.
- 24.12** Un estímulo señal es a) más general o b) menos general que un liberador.
- 24.13** Karl von Frisen fue el descubridor de la impronta conductual de los gansos.
a) Verdadero, b) Falso.
- 24.14** En algunas aves, la conducta de alimentación de las crías depende de liberadores que están ubicados dentro de los picos abiertos de los polluelos.
a) Verdadero, b) Falso.
- 24.15** En los seres humanos no existen PFA.
a) Verdadero, b) Falso.
- 24.16** La impronta olfatoria del salmón se relaciona con el retorno de estos peces al arroyo exacto en el que nacieron y del cual emigraron hacia el mar.
a) Verdadero, b) Falso.
- 24.17** Una feromona de la abeja reina impide la maduración sexual de las obreras.
a) Verdadero, b) Falso.
- 24.18** El autosacrificio de los padres en aras de su progenie no puede considerarse un altruismo verdadero, a) Verdadero, b) Falso.

Respuestas

24.9	c)				
24.10	b)	24.13	b)	24.17	a)
24.11	c)	24.14	a)	24.18	a)
24.12	a)	24.15	b)		
		24.16	a)		

Evolución: el proceso

En el sentido más amplio, evolución es el concepto según el cual el mundo entero de la realidad se encuentra en estado de cambio continuo. El proceso es primario y el flujo (cambio constante) es universal. Esta realidad en constante cambio puede entenderse mejor si se estudian las fuerzas que promueven dicho cambio.

EJEMPLO 1 La faz de la tierra se transforma gradualmente. Mientras que en algunos sitios surgen nuevas cadenas montañosas, en otros sitios estas se erosionan. La comprensión de las fuerzas de erosión permite explicar el deterioro de las viejas cadenas montañosas. La interesante teoría sobre la deriva de los continentes arroja luz sobre la formación de nuevas cordilleras y explica, a través del movimiento de las placas tectónicas, muchas de las turbulencias que se suscitan en las regiones limítrofes de estas placas geológicas o masas de tierra. (Consúltese a Beiser, *Ciencias geológicas*, Cap. 11, Schaum Outline Series.)

Tal como se aplica en biología, el concepto de evolución sostiene que las diferentes formas de vida existentes en la actualidad llegaron a ser lo que hoy son a través de un proceso de modificación gradual y continua de formas de vida ancestrales. Este proceso de "descendencia con modificaciones" no conduce a un producto final terminado. La evolución transforma a todos los seres vivos y lo continuará haciendo en el futuro de la misma manera que en el pasado y en el presente. Además, todos los seres vivos tienen una historia evolutiva, por lo que cabe decir que los protistas están tan evolucionados como los seres humanos, sólo que el tipo específico de modificaciones producidas son completamente diferentes en cada línea ancestral.

25.1 BREVE HISTORIA DEL CONCEPTO DE CAMBIO DE LOS ORGANISMOS

No hay teoría que integre mejor nuestros conocimientos acerca de la diversidad de los organismos vivos, de sus relaciones y grados de parentesco y de su interacción con un medio cambiante que la de la evolución. Aunque

llamada **teoría** de la evolución, es aceptada por muchos biólogos como un hecho. Entre ellos persisten algunas controversias en relación con los mecanismos precisos de cambio y al ritmo de la evolución, pero el consenso es virtualmente completo en cuanto a su existencia.

ANTES DE DARWIN

Aunque la evolución orgánica no era un concepto desconocido para los antiguos filósofos griegos, tampoco era un punto de vista predominante. Según el idealismo de Platón, cada especie era permanente y existía como un arquetipo perfecto o representación ideal. En la naturaleza, los organismos individuales eran realizaciones imperfectas de ese arquetipo. Para Aristóteles, cada especie correspondía a una jerarquía única de complejidad progresiva. Esta "escala natural" era una burda simplificación de la naturaleza de la vida, pero la idea se mantuvo en la historia natural hasta el siglo xviii. Sin embargo, Lucrecio, un filósofo romano que se nutrió con el pensamiento griego, ya sugería la posibilidad de que ocurrieran cambios graduales en los seres vivos.

Georges-Louis Leclerc de Buffon (1707-1788) fue el primero de los naturalistas serios de la era moderna en desarrollar un concepto de la evolución de las formas vivientes. Él menospreciaba los esquemas de clasificación de naturalistas como Carolus Linnaeus (1707-1778), que recalcan la existencia de formas fijas que encajaban en huecos naturales permanentes. Buffon aceptó que las especies cambian y utilizó sus descubrimientos de anatomía comparada (órganos rudimentarios, etc.) para reforzar sus observaciones de fluidez en las especies. Erasmus Darwin (1731-1802) también postuló que las especies cambian, principalmente a través de modificaciones de los individuos ocurridas durante el transcurso de su vida y que son transmitidas a sus descendientes. Estas ideas del abuelo de Charles Darwin fueron precursoras de los mecanismos de evolución más generales postulados por Lamarck.

George Cuvier (1769-1832) creyó firmemente en la estabilidad de las especies. No obstante, sus contribuciones teóricas y prácticas a la biología fueron sumamente

útiles para quienes se hallaban trabajando en la línea evolucionista. Cuvier fue prácticamente el fundador de la ciencia de la **paleontología** (el estudio sistemático de los fósiles) y se convirtió en un experto en la reconstrucción de organismos enteros a partir de sus restos fósiles. También desarrolló un amplio sistema para la clasificación de animales e inició notables y detallados estudios de anatomía comparada.

Los estudios de Cuvier sobre los fósiles demostraron que muchos tipos de animales que vivieron en un tiempo ya no existen en la actualidad. Este investigador creó la teoría del **catastrofismo** para explicar la sucesión de poblaciones animales. En esta teoría se establece que una serie de catástrofes aniquiló periódicamente la mayor parte de las formas de vida presentes entonces y que de los sobrevivientes se formaron subsecuentemente nuevos grupos. Esto explicaría, según Cuvier, las variaciones encontradas en el registro fósil. Él no creía que después de cada catástrofe surgieran nuevas especies, sino afirmaba que estas nuevas formas de vida existían probablemente en alguna zona distante del mundo y que debieron emigrar hacia los lugares donde fueron localizados sus fósiles.

Quizá Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829) fue el más importante de los partidarios predarwinianos del concepto de evolución. Como Charles Darwin, inició su carrera (en botánica) creyendo en la invariabilidad de las especies. Después, su interés cambió hacia la zoología y llegó a convencerse de que todas las formas vivientes son resultado de un proceso de diversificación. Con su gran obra, *Philosophie zoologique* (1809), Lamarck contribuyó de manera significativa a la clasificación faunística y aportó una impresionante lista de pruebas de que hay un proceso evolutivo. Y lo más importante, sugería mecanismos para explicar dicho proceso y el origen de las variaciones de los individuos (éste último fue reevaluado tiempo después).

Lamarck creía que, durante la vida de cualquier organismo, las partes que éste usa se desarrollan o crecen, mientras que se atrofian las partes que no son estimuladas por el uso. En los seres humanos, esta **teoría del uso-desuso** queda ejemplificada por los grandes músculos de los brazos de herreros y otros trabajadores que practican grandes esfuerzos musculares y por los enjutos brazos de quienes no los usan regularmente. Lamarck pensaba que los cambios ocurridos durante la vida del individuo son transmitidos a la siguiente generación, esto es, postulaba la **herencia de caracteres adquiridos**. De ese modo, las actividades de los organismos de una generación conducirían en el futuro a cambios a largo plazo. Desde el punto de vista de Lamarck, la evolución es moldeada por la necesidad biológica y refleja una programación pragmática encauzada a resolver exitosamente las dificultades presentadas por el medio. El ejemplo clásico de lamarquismo es el del largo cuello de la jirafa, que se originó supuestamente a través de incontables

generaciones de jirafas en su esfuerzo por alcanzar los retoños más elevados de las hojas de los árboles y así poder competir más eficazmente con otros herbívoros, los cuales quedaron confinados a consumir follaje más accesible.

DARWIN Y LA SELECCIÓN NATURAL

Existen dos razones por las que el concepto de la evolución suele ser asociado principalmente con Charles Darwin (1809-1882). La primera es que Darwin amasó un conjunto de pruebas tan amplio y convincente en apoyo de la evolución orgánica, que ya no era razonable para los biólogos —ni tampoco para los legos de mente abierta— refutar la existencia de este proceso. La segunda es que las investigaciones que realizó sobre la fauna de Sudamérica y África durante su viaje de cinco años (1831-1836) como naturalista a bordo del HMS *Beagle* le proporcionaron la compenetración necesaria para desarrollar una sólida teoría sobre el mecanismo de evolución. Este mecanismo recibió el nombre de **selección natural** y fue expuesto por primera vez en 1858 durante un simposio científico. En 1859 se publicó en Londres su excepcional obra: *Sobre el origen de las especies a través de la selección natural*. Ésta provocó una tormenta de controversias, pero también ganó un ferviente grupo de defensores.

La teoría de la selección natural descansa sobre tres principios fundamentales. El primero es que existe una notable sobreproducción de crías en cada generación, muchas más de las que pueden ser sostenidas por los limitados recursos (alimento, agua, refugio, pareja) del medio. El segundo es que existen **variaciones** hereditarias dentro de dicha sobrepoblación de crías. Tercero, que ocurre una **lucha** por la supervivencia, durante la cual las variantes mejor adaptadas a un ambiente determinado son las que prosperan y logran producir descendientes con sus mismas características adaptativas. Con el tiempo, las características que confieren mayor adaptabilidad o **aptitud** se van acumulando en la población, en tanto que las que reducen la aptitud van menguando o desapareciendo. Es precisamente este último aspecto —el gran éxito reproductivo de las formas mejor adaptadas— el que recibe el nombre de **selección natural**. Este concepto se describía hace tiempo en términos de una lucha por la existencia en la cual sobrevivía el más apto. Dicha formulación, establecida por los seguidores de Darwin, pintaba la naturaleza como un cuadro de incesante lucha y derramamiento de sangre pero no tomaba en cuenta la importancia de los mecanismos de cooperación en la supervivencia. El concepto de éxito **reproductivo** diferencial de las formas variantes es un compendio más preciso. En esta idea también se hace hincapié en que el único criterio para continuar prosperando a largo plazo es la reproducción; sin importar cuan

apto sea, lo que no se reproduzca no estará representado en las futuras generaciones. De esta manera, la aptitud sólo puede ser valorada en retrospectiva, una vez considerado el éxito reproductivo.

La influencia más poderosa en la consolidación de las especulaciones de Darwin sobre la evolución fueron las meticulosas observaciones que realizó durante su viaje en el *Beagle*. Debido a su propensión a marearse, Darwin agradecía cada oportunidad de permanecer en tierra, donde se dedicaba a estudiar tanto las formas existentes como los fósiles de eras antiguas. Lo que le impresionó singularmente fueron las variedades de aves y reptiles que encontró en las Islas Galápagos y sus relaciones con grupos similares de la tierra firme de Ecuador. También se percató de que la presencia de fósiles marinos a grandes altitudes en la cordillera de los Andes era incongruente con la idea de que existen especies estáticas en un ambiente uniforme. Darwin tuvo oportunidad de volver a visitar muchos lugares, en especial de las costas de Sudamérica, lo cual le permitió estudiar la vida animal y vegetal durante largos periodos. También observó que a pesar de la gran fecundidad de la naturaleza, en realidad ocurren cambios mínimos en el número de individuos de cada población de una generación a otra; esta eliminación de los excedentes de la naturaleza le ayudó a darse cuenta de que existe un proceso de selección natural.

Un amigo de Darwin, el geólogo Charles Lyell, había escrito un libro (*Los principios de la Geología*) cuya tesis principal era que las fuerzas naturales que actúan en el presente son las mismas que obraron sobre la tierra en un pasado remoto. Esta continuidad de las fuerzas geológicas produce un medio en constante cambio; por ejemplo, glaciares que avanzan y se retraen, cadenas montañosas que surgen y se derrumban y ríos que erosionan la tierra por la que transcurren. Si las condiciones del medio estuvieron cambiando durante largos periodos, es razonable suponer que en circunstancias tan variadas bien pudieron haber existido diferentes tipos de vida. Darwin tuvo oportunidad de observar los cambios geológicos y pruebas fósiles de la existencia de diferentes formas de vida en diferentes ocasiones y diferentes medios.

Poco después de su regreso a Inglaterra, Darwin se topó con un ensayo sobre las poblaciones escrito por un clérigo llamado Thomas R. Malthus. La tesis de ese trabajo sólidamente cimentado es que la población humana se incrementa a un ritmo mucho mayor que el de los recursos alimenticios necesarios para su subsistencia. En concreto, Malthus argumentaba que la población mundial humana tiende a aumentar en progresión geométrica ($2, 4, 8, 16, 32, \dots, 2^n$), mientras que los recursos disponibles aumentan en forma aritmética (suma de un incremento constante; p. ej., $1, 2, 3, 4, 5, \dots, n$). En última instancia, la razón aritmética entre la gente y el alimento

y otros recursos alcanzaría proporciones tan inconcebibles que provocaría una caótica lucha por la subsistencia en los niveles más esenciales. Malthus sugería que la existencia de pestes, guerras, inundaciones y otros desastres similares servirían para mantener la población en niveles proporcionales a los recursos disponibles. Malthus interpretaba estos hechos como una justificada intervención de la divina providencia, la cual imponía esas penurias a la humanidad para conservar el equilibrio. Sin embargo, para Darwin esto fue la simiente del concepto de sobreproducción de crías como causa de la lucha por la supervivencia.

La posibilidad de existencia de un proceso de selección en la naturaleza también le fue sugerida por las prácticas de los agricultores y los ganaderos. Darwin estaba familiarizado con los logros obtenidos a través de los métodos de reproducción de animales domésticos, mediante los cuales podían efectuarse de manera intencional, en pocas generaciones, ciertos cambios en las características de esos animales. Puesto que los seres humanos realizan una **selección** artificial de caracteres específicos; ¿no podría ocurrir en la naturaleza un proceso similar de acumulación gradual de rasgos que acrecentaran las oportunidades de supervivencia y de éxito reproductivo?

25.2 CONCEPTO DE POZA GÉNICA: EL EQUILIBRIO DE HARDY-WEINBERG

La totalidad de los alelos de cada gen en una población constituye la poza génica de ésta. Cada individuo es portador de algunos de esos alelos, pero los individuos vienen y se van. Por el contrario, la poza génica total persiste como una representación constante de dicha población. Los cambios en las frecuencias específicas de ciertos alelos constituyen la materia prima de la evolución. En un principio, las modestas modificaciones que ocurren en la frecuencia alélica no producen cambios observables en la población, pero con el paso del tiempo dichas modificaciones llegan a producir marcadas alteraciones en las características de dicha población.

Gracias a un estudio sobre poblaciones hipotéticas en las que no ocurren cambios en las frecuencias génicas (atómicas) pudo comprenderse mejor la forma gradual en que estas alteraciones pueden generar las pautas del cambio evolutivo. G. H. Hardy y W. Weinberg usaron las leyes genéticas de Mendel para demostrar que las frecuencias alélicas e incluso las proporciones genotípicas tienden a permanecer constantes, de una generación a la siguiente, en las poblaciones que se reproducen sexualmente y que se encuentran en determinadas condiciones. Esas condiciones son:

1. Que la población sea muy grande

2. Que no haya cambios en las tasas de mutación
3. Que los apareamientos sean completamente al azar, de modo que el éxito reproductivo sea idéntico para todas las combinaciones alélicas.
4. Que no haya inmigración o emigración a gran escala en cuanto a la poza reproductiva.

En poblaciones estables como éstas las frecuencias génicas obedecen a sencillas leyes de la probabilidad. Por ejemplo, si en una población el alelo *A* tiene una frecuencia *p*, el alelo *B* tiene una frecuencia *q* y no hay otros alelos de ese gen, $p + q = 1$. En el capítulo 9 se vio que la probabilidad de que dos eventos ocurran al mismo tiempo es igual a la probabilidad de que ocurra el primero multiplicada por la probabilidad de que ocurra el segundo. La probabilidad de que el alelo *A* se presente es igual a su frecuencia *p*; de la misma manera, la probabilidad de que *B* se presente es *q*. Así es que, en una población dada, la frecuencia de individuos homocigóticos *AA* equivale a la probabilidad de que dos alelos *A* estén en el cigoto al mismo tiempo, es decir, $p \times p = p^2$. Por las mismas razones, la frecuencia de encontrar homocigotos *BB* es q^2 . Debido a que hay dos maneras de que se forme el heterocigoto *AB* (el alelo *A* de la madre y el alelo *θ* del padre o viceversa), la frecuencia de *AB* en la población es de $2pq$ (en vez de pq simplemente). La suma de las tres frecuencias genotípicas es $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. Obsérvese que ésta es una expansión binomial del término $(p + q)^2$. Si hubiera tres alelos en la población, las frecuencias de cada genotipo podrían ser determinadas mediante la expansión trinomial $(p + q + r)^2$, donde *r* es la frecuencia del alelo *C*.

EJEMPLO 2 Si se tiene una población en equilibrio de Hardy-Weinberg con sólo dos alelos de un gen específico, para calcular la frecuencia del alelo *B* basta saber que el alelo *A* tiene una frecuencia $p = 0.3$. Dado que $p + q = 1$, sabemos que $q = 1 - p = 0.7$. Además podemos determinar las frecuencias de los diversos genotipos de la manera siguiente:

$$AA = p^2 = (0.3)(0.3) = 0.09$$

$$AB = 2pq = 2(0.3)(0.7) = 0.42$$

$$BB = q^2 = (0.7)(0.7) = 0.49$$

Ya que las frecuencias alélicas tienden a permanecer constantes de una generación a otra, cualquier desviación respecto a esa constancia indica que hay presiones de selección natural sobre la población.

25.3 SELECCIÓN NATURAL: UNA SÍNTESIS MODERNA

El eslabón más débil de la teoría de Darwin sobre la selección natural era su desconocimiento del mecanismo de la herencia. Sin una consideración adecuada de las leyes de la genética, Darwin no pudo explicar las variaciones que aparecen como excepciones de la regla "de tal palo, tal astilla", aun cuando esas variaciones eran fundamentales para su teoría.

En 1901 se descubrieron los aspectos principales de la genética mendeliana. En las siguientes cuatro décadas coincidieron el esclarecimiento de la genética clásica y el desarrollo de la genética de las poblaciones como una disciplina aparte. Entre quienes contribuyeron de manera significativa a la comprensión de la naturaleza del flujo génico en las poblaciones en edad reproductiva se encuentran Sewall Wright, Ernst Mayr, Theodor Dobzhansky y L. C. Dunn. El enriquecimiento de la teoría darwiniana gracias a las perspectivas abiertas por la genética de las poblaciones y por los hallazgos paleontológicos y biogeográficos llegó a constituir lo que Julián Huxley llamó la **síntesis moderna de la evolución**. En esencia, esta moderna síntesis (neodarwinismo) representa la aceptación de que es en las poblaciones donde repercuten los cambios graduales que sufren los individuos al actuar sobre ellos la selección natural.

EJEMPLO 3 La anemia drepanocítica surgió en una población humana de África como una mutación recesiva de un solo gen. Al principio era relativamente rara en dicha población. Sin embargo, los individuos heterocigóticos portadores del alelo del glóbulo rojo falciforme son relativamente inmunes al paludismo, ya que sus eritrocitos ligeramente deformados no albergan bien al parásito del paludismo; por tanto, la frecuencia de ese alelo aumentó en la población hasta llegar a su proporción actual. El elemento clave en la propagación de este o cualquier otro alelo es el incremento del potencial reproductivo. La grave anemia que padecen los individuos portadores de dos copias del alelo mutante limita la propagación del alelo, de modo que en los cambios evolutivos el potencial reproductivo es igualmente afectado por influencias negativas y positivas.

25.4 EQUILIBRIO DE PUNTO

Desde Darwin hasta la generación actual, los estudiosos de la evolución han reconocido la comparativa rareza de las formas de transición o de eslabonamiento en el registro fósil entre unas especies y otras o entre grupos importantes como los reptiles y las aves. Si todas las poblaciones experimentan cambios paulatinos en su

evolución hacia nuevas formas, cabría esperar un espectro continuo de fósiles representativos a lo largo del proceso de transición. En 1972, Niles Eldredge del American Museum of Natural History y Stephen J. Gould de la Harvard University propusieron la teoría del **equilibrio de punto**, la cual explica (entre otras cosas) estas lagunas en el registro fósil. En los equilibrios de punto los cambios evolutivos ocurren a saltos (cambios repentinos seguidos por largos periodos de relativa invariabilidad). En ciertas condiciones se forman nuevas especies a partir de otras anteriores y las principales modificaciones quedan comprimidas en pocos miles de años, en lugar de ocurrir a través de millones de años. Aunque el lector pueda pensar que miles de años no pueden ser considerados como algo repentino, esos lapsos representan apenas una mínima proporción de la existencia de cualquier especie en cuanto a sus tendencias evolutivas. Debido a que los fósiles sólo son muestras de la flora o la fauna de cierta era y a que son desenterrados de manera fortuita, la posibilidad de obtener registros de cada paso de un periodo de cambio intenso es muy improbable.

La teoría del equilibrio de punto ha generado considerables controversias. Sus oponentes sostienen que las escalas de tiempo comprimidas para que ocurran cambios no alteran en forma radical la perspectiva darwiniana del gradualismo y que tampoco un salto demostrado en un linaje prueba que ocurran saltos similares en todos los linajes. Lo que es más, puede ser que en la realidad no sucedan nunca los periodos de relativa invariabilidad planteados hipotéticamente por Eldredge y Gould, ya que pueden estar produciéndose alteraciones profundas a nivel molecular y tisular sin que puedan ser detectadas por un examen del registro fósil. Es más difícil impugnar la teoría del equilibrio de punto que la idea de que la discontinuidad de las formas de vida actuales se debe a que los estados de transición duran relativamente poco, es decir, que las especies actuales no quedaron establecidas sino después de haber pasado por los cambios que condujeron a formas relativamente estables.

25.5 BIOLOGÍA MOLECULAR DEL CAMBIO EVOLUTIVO

La selección natural opera sobre **fenotipos** individuales y así determina el éxito reproductivo de ciertos individuos. Sin embargo, lo que tiende a persistir son los **genotipos** de las formas selectivamente favorecidas, ya que estos se transmiten de una generación a la siguiente. La suma total de los genotipos constituye la poza génica de la población. De hecho, esta poza es la entidad que evoluciona y que define en un momento dado a cada población específica. En última instancia, la gran diversidad del mundo vivo se basa en la índole y los cambios del DNA.

La biología molecular es la heráldica que nos ha permitido determinar la naturaleza (secuencia de bases) del DNA y de las proteínas que éste codifica. En su mayor parte, la principal fuente de materia prima para el "molino" evolutivo, es decir, las mutaciones, son secuencias alteradas de las bases nitrogenadas del DNA. El ritmo de la evolución puede expresarse como el porcentaje de cambios en las secuencias de DNA en un tiempo determinado, mientras que el parentesco entre diferentes especies depende del grado de semejanza entre sus DNA. Dado que las proteínas son codificadas por el DNA, las semejanzas estructurales de éstas (secuencia de aminoácidos) también sirven para precisar las relaciones evolutivas entre grupos. Es notable que las ideas sobre la evolución concebidas por un hombre que no sabía nada acerca de los cromosomas y de sus unidades químicas hayan sido confirmadas y reforzadas por los descubrimientos efectuados en el campo de la biología molecular.

Darwin pensaba que era posible remontarse hacia atrás, siguiendo el linaje de los seres vivos, hasta encontrar al final una sola pareja de progenitores ancestrales. La existencia de un código genético en todos los seres vivos es sumamente coherente con este concepto de una descendencia con modificación. También es posible corroborar el parentesco básico de las diversas formas de vida en la similitud de muchas de sus proteínas.

EJEMPLO 4 Ciertas proteínas —por ejemplo, las cadenas α y β de la hemoglobina y el citocromo c — han sido investigadas ampliamente en un esfuerzo por encontrar instrumentos moleculares que permitan estudiar en forma secuencial la diversificación evolutiva. La composición de los aminoácidos de las cadenas β de la hemoglobina es virtualmente idéntica en los seres humanos y en los gorilas. La cadena β del gorila tiene menos de 10 aminoácidos diferentes a los de la proteína humana, pero la cadena β de los peces sin mandíbula (agnatos) tiene más de 100 aminoácidos diferentes. Estas distancias genéticas confirman el parentesco relativo, ya sugerido por otros datos científicos, de dichas formas de vida.

25.6 CONTROL DE LAS POZAS GENICAS

El equilibrio de Hardy-Weinberg se aplica a poblaciones hipotéticas en las cuales no se suscitan cambios esenciales de las frecuencias génicas o de las proporciones genotípicas. Sin embargo, en la naturaleza sí ocurren cambios en esas características. Tales cambios en los átelos de una población se denominan **microevolución**. Una de las causas principales de este fenómeno es la selección natural, el proceso darwiniano de reproducción diferencial que da por resultado un aumento de la

adaptabilidad de una población. También pueden producirse alteraciones aleatorias (no adaptativas) de la poza génica mediante la **deriva génica**. En poblaciones pequeñas llega a ocurrir la pérdida accidental de ciertos alelos o genotipos a través de una especie de error de muestreo que determina que ese alelo o genotipo en particular sea "pasado por alto" reproductivamente.

EJEMPLO 5 La población de un sembradío de chícharos contiene cinco plantas 77", doce 7t y cuatro íf, pero por casualidad entra un conejo y se come únicamente las cinco plantas 7T. La pérdida del alelo Tallera la frecuencia de dicho alelo en muchas generaciones, lo cual es un ejemplo de microevolución. Sin embargo, en una población más grande sería muy improbable la eliminación accidental de un genotipo específico.

Un caso especial de deriva génica es el **efecto de fundador**. Si un pequeño grupo atípico de una gran población se aísla y funda una nueva colonia, los miembros de dicha colonia se parecerán más a los fundadores que a los miembros de la población original. El efecto de fundador se ha observado en pequeñas poblaciones en las cuales existe una alta frecuencia de trastornos genéticos y cuyos ancestros fundadores padecieron esos mismos trastornos. Si una isla estuviera habitada exclusivamente por seres humanos de ojos azules sería muy probable que toda la población subsecuente careciera del alelo dominante de ojos café.

Otra manera de generar microevolución es el **flujo génico**, en el cual los cambios en los alelos de una población se deben a inmigraciones de nuevos individuos y a emigraciones de los existentes. En un sentido adaptativo esos cambios suelen ser neutrales, a menos que la migración favorezca el desplazamiento de individuos menos o más aptos.

Otra forma en que ocurren cambios fortuitos en las frecuencias génicas de una población es una alteración de la **tasa neta de mutación**.

Dado que el apareamiento aleatorio es uno de los requisitos esenciales para que las frecuencias génicas sean estables, si se abandona este tipo de apareamiento se producirán cambios en dichas frecuencias. En el **apareamiento selectivo** —otra fuente de alteración génica en las poblaciones— los individuos muestran preferencia en la selección de su pareja sexual. En el caso del ser humano, los individuos de la misma clase social o que comparten cierta identificación étnica tienden más a unirse entre sí que a mezclarse con individuos ajenos a su grupo. Entre los mamíferos no migratorios, el apareamiento es más fácil con los vecinos cercanos que con otros individuos. Tales fenómenos de apareamiento conducen a la formación ocasional de nuevas variedades dentro del grupo mayor.

Sólo la selección natural puede producir un incremento consistente de la aptitud de las poblaciones conforme disminuye la frecuencia de los alelos nocivos y aumenta la de los alelos adaptativos. Debido a que los alelos operan por lo general en grupos bien amalgamados, es probable que el proceso selectivo actúe sobre esos complejos génicos y que se exprese a través de una variedad de fenómenos interdependientes como el de la **coadaptación**, situación en la cual numerosos componentes independientes se desarrollan juntos y producen una nueva y mejor estructura.

25.7 ESPECIACIÓN

Una **especie** se define como un conjunto de individuos que comparten la misma poza génica. Esto significa que, para producir descendencia fecunda, sólo pueden cruzarse entre sí y no con miembros de otras especies. La especie, como unidad de las diversas clases de vida que existen en la naturaleza, también se define por los rasgos anatómicos notorios que caracterizan a un grupo en particular y que lo hacen diferente a otras especies.

EJEMPLO 6 El caballo y el asno pertenecen a especies distintas. Se diferencian por su tamaño y por otras características anatómicas. A pesar de que sí pueden aparearse para producir descendencia, estos animales no comparten la misma poza génica. La cruce de burro con yegua produce un híbrido llamado **macho** o **mulo** (de aspecto y alzada más cercanos a los del caballo); de la cruce de caballo con burra se obtiene un **burreño** (de aspecto y alzada más cercanos a los del asno). No obstante, las pozas génicas respectivas no se mezclan porque tanto el mulo como el burreño son estériles y en un sentido reproductivo representan un callejón sin salida. Así, a largo plazo el caballo y el asno conservan sus pozas génicas separadas y de ese modo cumplen la norma principal de integridad de las especies.

Dado que las especies se mantienen separadas unas de otras gracias a su aislamiento reproductivo, la clave para mantener la segregación entre ellas radica en ciertos mecanismos que impiden la mezcla de las poblaciones en edad reproductiva. Uno de tales obstáculos reproductivos son las barreras **geográficas** que impiden que los individuos de dos poblaciones entren en contacto unos con otros. Los individuos de una misma especie que viven en islas separadas o que pertenecen a poblaciones que habitan en distintas vertientes de una cordillera permanecen aislados y acaban por desarrollar tantas diferencias en sus pozas génicas que se vuelven reproductivamente incompatibles.

Cuando la geografía no impone barreras pueden surgir mecanismos **biológicos** que mantienen la segregación entre poblaciones. Aún en el mismo lugar, dos

especies pueden permanecer aisladas debido a sus necesidades **ecológicas**. Por ejemplo, las distintas necesidades de humedad de los gusanos los separan en diferentes estratos subterráneos; las diferencias de la actividad reproductiva en el **tiempo** también separan a dos poblaciones que de otra manera podrían cruzarse entre sí: las especies diurnas tienen muy poca probabilidad de interactuar sexualmente con las especies nocturnas. La incompatibilidad de los órganos reproductivos también funciona como barrera. Aunque todos los perros pertenecen a una misma especie, un Gran Danés no se aparea fácilmente con un Chihuahueño. La poza génica común se mantiene porque cada una de estas razas puede cruzarse con una variedad intermedia —por ejemplo un terrier— y producir crías que comparten el linaje del Gran Danés y del Chihuahueño. Sin embargo, es posible que después de mucho tiempo las variedades caninas que existen hoy día evolucionen hasta convertirse en especies separadas, sin flujo génico entre ellas.

A menudo sucede que el apareamiento se frustra desde su inicio debido a que los miembros de especies ajenas no comparten los mismos rituales de **cortejo**. El apareamiento debe ir precedido por una serie de conductas rituales precisas, sobre todo en el caso de las aves y los mamíferos, de modo que si no se observan dichos rituales la mezcla de los genes queda imposibilitada efectivamente. En muchos casos, en los cuales llega a ocurrir la unión sexual entre especies diferentes, los gametos no se fusionan o bien el embrión no puede desarrollarse (es abortado). La incompatibilidad de los gametos es un eficaz obstáculo contra la desintegración de la línea divisoria entre las especies. Aun cuando llegue a haber fecundación entre individuos de distintas especies, los descendientes híbridos resultantes son estériles. Como podrá verse, las líneas divisorias que preservan la separación de las especies son realmente firmes.

Si el aislamiento reproductivo mantiene la segregación de las especies, entonces resulta claro que el camino hacia la especiación debe incluir un suceso que aisle a un segmento de una especie de las demás poblaciones de dicha especie. Como se ha podido observar, en este estado de segregación reproductiva el grupo aislado desarrolla mutaciones y características recombinantes que no comparte con la especie original. Después de un tiempo suficiente de separación, la población segregada puede llegar a convertirse en una nueva especie que ya no participe de la misma poza génica. El tipo de especiación que ocurre cuando el grupo segregado se separa **físicamente** de la población original se denomina **alopátrica**. Sin embargo, una subpoblación **dentro** del grupo original puede desarrollar características que lo van desvinculando de sus semejantes y así emprende el camino hacia la adquisición de una peculiaridad cada vez más distintiva sin tener que salir siquiera de su vecindario. Este fenómeno es la especiación **simpátrica**. Cuanto más

reducido es el tamaño de la población pionera, particularmente en el caso alopátrico, más probabilidades existen de que llegue a formarse una especie aparte.

Un tipo de especiación singularmente rápida ocurre cuando algún ancestro común se instala en un medio en el cual existe un gran número de diversas oportunidades y retos. Este proceso, llamado **radiación adaptativa**, es la generación de muchas especies a partir de un ancestro común. Archipiélagos como el de Hawaii ofrecen ejemplos de especies únicas en cada isla pero todas derivadas de algún ancestro migratorio. Las especies que se desarrollan en una isla pueden colonizar otra y convertirse en una especie distinta. Si este proceso (en el que generalmente participan pequeños grupos fundadores) continúa, se produce un rápido proceso de especiación ramificada.

25.8 LA MICROEVOLUCIÓN COMPARADA CON LA MACROEVOLUCIÓN

Macroevolución se refiere a la creación de grupos taxonómicos situados por encima del nivel de las especies. Aunque en la macroevolución también operan muchos de los mismos mecanismos que participan en la especiación, los lapsos requeridos son mucho mayores. Gran parte de nuestro conocimiento sobre las amplias tendencias de la macroevolución proviene del registro fósil. Sin embargo, los cambios que conducen dentro de un grupo a modificaciones menos drásticas de una población o inclusive a la creación de nuevas especies (microevolución) pueden investigarse midiendo las frecuencias génicas en la población. Las patrones de selección que han sido identificados son:

1. La **selección estabilizador**, que actúa desproporcionadamente sobre los extremos de un espectro, hace que la población tienda a agruparse en un promedio a pesar de las constantes variaciones que se producen en cada generación
2. La selección **direccional** favorece un extremo del espectro, por lo que el valor promedio se mueve lentamente hacia el extremo favorecido
3. La **selección diversificante (disociante)** favorece a dos o más subtipos, de manera que la población tiende a evolucionar hacia diversos subgrupos o nuevas especies

La selección diversificante puede operar tanto en la microevolución como en la macroevolución; por otra parte, la selección direccional es semejante al proceso macroevolutivo denominado **cambio filético**. Los patrones básicos de los extensos cambios macroevolutivos revelados por el registro fósil son:

1. Cambio filático (**anagénesis**). Es un cambio gradual que ocurre en un solo linaje, de manera que tarde o temprano los descendientes llegan a ser radicalmente diferentes a sus ancestros. La anagénesis puede equipararse a la selección direccional si ésta actúa por largo tiempo.
2. **Cladogénesis**. Es una tendencia macroevolutiva en la cual un linaje se ramifica y da lugar a dos o más linajes. Las pequeñas poblaciones que nacen de dicho linaje están en una posición particularmente favorable para producir nuevos grupos. Ernst Mayr considera que la cladogénesis es uno de los patrones principales de macroevolución.
3. **Radiación adaptativa**. Es la formación más o menos repentina de muchos grupos nuevos, los

cuales son capaces de emigrar hacia nuevos ambientes y de aprovecharlos. La diversificación relativamente rápida de los primeros mamíferos durante la extinción de los dinosaurios es un buen ejemplo de propagación extensa. La radiación adaptativa incluye características de la cladogénesis y también de la anagénesis, pues cada uno de los nuevos linajes formados durante este volátil periodo de evolución puede experimentar transiciones progresivas. **Extinción**. Más del 99.9% de todas las especies que han evolucionado en la Tierra ya no existen en el presente. La pérdida de diversidad es un rasgo inexorable de la evolución de todos los reinos. Los cambios en el ambiente hacen que un organismo que ayer era apto, hoy ya no lo sea y esté condenado a la extinción.

Problemas resueltos

- 25.1 ¿Por qué resulta tan difícil para muchas personas aceptar el concepto de la evolución?

La evolución, en su acepción biológica, es un concepto que se opone a la interpretación literal de la historia bíblica de la creación narrada en el Génesis. Según el relato bíblico, cada criatura se formó por separado gracias a una intervención divina y se ha reproducido, supuestamente, con mínimos cambios a través de muchas generaciones. En la actualidad, los partidarios del creacionismo científico sostienen que no es incorrecto el punto de vista acerca de la relativa estabilidad de las especies y que la edad de la Tierra es de apenas decenas de miles de años y no de 4600 millones de años, que es la cifra generalmente aceptada por los biólogos evolucionistas. Para quienes se inclinan hacia la perspectiva religiosa fundamentalista, la evolución es una amenaza a sus convicciones religiosas. A muchos adeptos a ciertas creencias religiosas no les es difícil conciliar sus convicciones religiosas con la perspectiva evolucionista, pero en otros tiempos las preocupaciones espirituales habrían desalentado a muchos. El propio Darwin estaba preocupado porque su adhesión a la teoría de la evolución podría afectar la devota sensibilidad de su esposa.

Un segundo problema surge del hecho de que la evolución desplaza a los seres humanos del centro del mundo vivo y termina con la tradicional separación entre los animales "inferiores" y los humanos "superiores". La raza humana ha sido considerada durante mucho tiempo como la meta y realización fundamental del proceso de la creación. El hecho de que los seres humanos sean tan sólo uno de los

muchos grupos avanzados que descienden de ancestros distantes puede ser un duro golpe al ego colectivo de la humanidad.

Algunos legos argumentan que la creencia en la evolución puede alentar una deshumanización de los valores sociales compartidos; si sólo fuéramos animales altamente evolucionados, entonces quizás se ignoraría el carácter sagrado de la vida humana en nombre de la conveniencia. Según algunos de sus críticos, la evolución puede crear un ambiente de relajación moral. Asimismo, la inmersión de la evolución en el cambio continuo representa una amenaza a la estabilidad de las tradiciones que frenan nuestras tendencias más agresivas.

En general, los científicos no aceptan estas críticas; ellos sienten que las verdades de la ciencia no son instrumentos para dirigir las actividades humanas, sino que valen la pena por sí mismas. Es probable que la perspectiva evolutiva arroje más luz sobre la grandiosidad de la vida, la cual debiera inspirar nuestra conducta y nuestros conceptos.

- 25.2 Las pruebas en apoyo de la evolución provienen de numerosos campos: geología, biogeografía, anatomía comparada, embriología, ciencias pecuarias y biología molecular. ¿Cómo es que cada uno de estos campos de la ciencia puede apoyar la teoría de la evolución?

Entre las líneas de pruebas más antiguas de las cuales hizo uso Darwin para fundamentar su teoría está la geológica. El lento ritmo del cambio geológico no pudo haber bastado para producir la actual

diversidad de animales y plantas en un lapso de 6000 años, la edad de la Tierra según muchos creacionistas. Las técnicas de geología moderna para estimar las edades confirman las primeras suposiciones de que la Tierra tiene muchos miles de millones de años de edad, tiempo suficiente para abarcar el desarrollo de las modernas formas de vida a partir de ancestros primitivos. La geología también ha contribuido a esclarecer la larga historia de nuestro planeta a través del registro fósil encerrado en las rocas, el cual puede conducir a la reconstrucción de la sucesión de formas vegetales y animales a través del tiempo. Los estratos pétreos más antiguos sólo contienen procariotes, en tanto que las capas de formación más reciente contienen los fósiles de organismos que, según se cree, evolucionaron hace menos tiempo. En particular, el registro fósil de los vertebrados es muy abundante gracias a las mayores probabilidades de conservación de sus restos óseos.

Una segunda línea de pruebas que ejerció especial influencia en el pensamiento de Darwin es la de la **biogeografía**. La distribución de las formas vegetales y animales en diversas regiones tiene sentido en términos de una descendencia con modificación. Australia, el continente que primero quedó aislado de las otras masas continentales, cuenta con una impresionante y única variedad de vida animal y vegetal en la cual no hay prácticamente ningún mamífero placentario nativo. Si todos los seres vivos hubieran sido creados al mismo tiempo no serían posibles esas diferencias biogeográficas.

La tercera línea de pruebas proviene de la **anatomía comparada** y consiste en dos tipos principales. Uno es la semejanza fundamental de las estructuras comparables de diferentes especies. Por ejemplo, el brazo de un hombre, la pata delantera de un cerdo y la aleta pectoral de una ballena contienen huesos y músculos similares. Dado que esas estructuras poseen muy diferentes funciones, su semejanza indica que aunque tuvieron modificaciones distintas es muy probable que se derivaran de una misma estructura ancestral. Tales estructuras se denominan **homólogas** y el proceso evolutivo que las produce se llama evolución divergente. También se observan los efectos de la evolución en el caso opuesto, es decir, en el desarrollo de estructuras con función similar en líneas evolutivas muy diferentes. Esto se denomina evolución **convergente** y es posible observarla, por ejemplo, en la gran semejanza existente entre las aletas de los peces y las de los mamíferos marinos. Esas estructuras **análogas** (lo contrario a homólogas) tienen funciones similares pero muy diferentes orígenes anatómicos. Otra fuente de pruebas de evolución en los estudios comparativos es la existencia de órganos **vestigiales**. Tales estructuras son partes del cuerpo que supuestamente fueron funcionales en alguna época pasada pero que después se convirtieron en meros restos. Su presencia se explica fácilmente mediante una secuencia evolutiva que incluye la pérdida gradual de

las funciones conforme se va modificando el linaje. Si se piensa que cada criatura fue creada por designios divinos es mucho más difícil explicar la presencia de vestigios no funcionales; por ejemplo, el apéndice vermiforme o el coxis humanos (un resto de las vértebras caudales).

Un cuarto tipo de pruebas a favor de la evolución se deriva de la comparación del **desarrollo embrionario** de las formas emparentadas. Las primeras etapas del desarrollo embrionario de muchos organismos son marcadamente similares entre sí, manifestándose las divergencias en etapas posteriores. En el caso de los seres humanos y los chimpancés, el paralelismo es notable hasta una fase avanzada de la preñez. Si se compara al ser humano con el conejo, es posible distinguir mucho antes algunas claras diferencias en el desarrollo del embrión. Estas similitudes en la embriogenia se consideran prueba de una descendencia común, descendencia que es "reencarnada" en la secuencia de desarrollo de cada organismo. Hace algún tiempo, Ernst Haeckel enunció de una manera más vigorosa este argumento derivado de la embriología comparada en apoyo de la evolución, poniéndolo en forma de la ley biogenética: la ontogenia es una recapitulación de la filogenia; es decir, el desarrollo de cada individuo es un recuento del desarrollo del grupo entero (linaje). Debido a que en cierta etapa de la vida embrionaria de todos los mamíferos se observan hendiduras branquiales, Haeckel supuso que eso indicaba la presencia de una fase pisciforme muy al principio del linaje de los mamíferos. Aunque el desarrollo embrionario de cada animal sugiere una recapitulación, en la actualidad se considera que el punto de vista de Haeckel es extremista.

La **selección artificial** que ponen en práctica los criadores de animales y de plantas es la quinta línea de pruebas. A Darwin lo impresionó en grado sumo que la selección de variaciones espontáneas y aleatorias ejercida por los agricultores y ganaderos pudiera dar por resultado modificaciones dirigidas.

La **biología molecular** ha dado apoyo a la teoría evolutiva al demostrar que todos los organismos comparten el mismo código genético. Las semejanzas en el DNA han servido para confirmar las relaciones evolutivas mediante la determinación de la distancia genética. También se han usado las compatibilidades inmunológicas para indagar grados de parentesco. Las similitudes antigónicas de las proteínas correspondientes ciertamente encajan en un patrón evolutivo. Dichas similitudes pueden determinarse provocando en un animal de laboratorio una respuesta de anticuerpos mediante una proteína procedente de un organismo A. Si la misma proteína correspondiente a un organismo B induce una respuesta similar, entonces A y B guardan una cercana relación de parentesco.

Otras pruebas recientes son la formación de nuevas especies de *Drosophila*, la creación de otra especie de liebre y la alteración de la vulnerabilidad

antibiótica de las bacterias expuestas a un medio que contiene antibióticos.

- 25.3 Lamarck explicó la evolución como resultado de la herencia de características adquiridas, suposición que en su tiempo fue ampliamente aceptada y que inclusive Darwin invocó en algunas ocasiones. ¿Por qué ya no es aceptada hoy día?

Las investigaciones sobre genética han demostrado que aunque los genes pueden ser alterados por ciertos mutágenos, en general son entidades estables que pasan sin cambio de una generación a otra. Debido a que los genes son la unidad de la herencia, su relativa inmutabilidad no concuerda en absoluto con la explicación lamarquiana. Por ejemplo, dado que el gen que determina la longitud del cuello de la jirafa no cambia en respuesta al estiramiento, no se transmitirá a la siguiente generación ninguna característica de cuello más largo adquirida. Lo que sucede más bien es que la selección natural escoge los animales **nacidos** con alelos de cuello más largo, lo cual provoca un incremento en la frecuencia de estos alelos en la población.

- 25.4 Suponga que en una población muestra de 650 conejos los investigadores encuentran 39 con un alelo recesivo que determina orejas cortas. Dado por sentado que en la población existen sólo dos alelos para el largo de las orejas, ¿cuántos conejos son homocigóticos de orejas largas (SS) y cuántos son heterocigóticos (Ss) si la población se encuentra en el punto de equilibrio de Hardy-Weinberg?

Dado que hay 39 conejos con el genotipo ss, la frecuencia q^2 para este homocigoto es

$$q^2 = 39/650 = 0.06 \quad \text{y} \quad q = 0.06 = 0.24$$

Dado que $p = 1 - q$ es la frecuencia del alelo S de orejas largas,

$$p = 1 - 0.24 = 0.76 \quad \text{y} \quad p^2 = (0.76)^2 = 0.58$$

Dado que la frecuencia p^2 del homocigoto SS es 0.58, el número de conejos homocigóticos de orejas largas es

$$(0.58)(650) = 377$$

La frecuencia de los heterocigóticos está dada por

$$2pq = 2(0.76)(0.24) = 0.36$$

y el número de conejos heterocigóticos Ss es

$$(0.36)(650) = 234$$

- 25.5 La polilla moteada (*Biston betularia*) habita en Inglaterra y otras partes de Europa continental. Durante la primera parte del siglo XIX casi todas estas polillas tenían una coloración clara con

manchas irregulares de pigmentación oscura. Este patrón de pigmentación les proporcionaba un magnífico camuflaje al posarse en los troncos cubiertos de líquenes en los que vivían. Sin embargo, a finales del siglo surgió repentinamente una población de polillas de color oscuro con mayor cantidad de melanina, especialmente en zonas industriales como las que rodean a Manchester. ¿Cómo explicaría el lector ese cambio de coloración?

H. B. D. Kettlewell (Oxford), quien trabajó junto con E. B. Ford y Nicolaas Tinbergen, demostró que las polillas de color oscuro podían camuflarse mejor contra el fondo más oscuro de los árboles de los ambientes contaminados. Es decir, la revolución industrial impulsó un cambio microevolutivo en la coloración basado en la alteración de la frecuencia de un sólo alelo. Kettlewell contó el número de polillas devoradas por los pájaros en zonas rurales e industriales y confirmó que las polillas oscuras son devoradas en mayores cantidades en el campo, mientras que las polillas de color claro son capturadas con más frecuencia en las áreas industriales. Kettlewell identificó en efecto la selección natural en el momento en que ésta actuaba y además analizó el mecanismo (aves depredadoras) *áa* dicho proceso selectivo. Puesto que un cambio en la frecuencia alélica de una población representa un cambio evolutivo, a partir de entonces el **melanismo industrial** ha sido estudiado con gran ahínco por una generación entera de biólogos.

- 25.6 ¿Cuál es la diferencia esencial entre microevolución y macroevolución?

La microevolución consta de pequeños cambios en las frecuencias alélicas, generalmente graduales pero que conducen en última instancia a la formación de nuevas especies. La macroevolución consiste en el surgimiento de nuevas tendencias evolutivas importantes y abarca periodos mucho más largos. Al menos son tres los aspectos de la macroevolución que pueden identificarse:

1. Formación de nuevas estructuras radicalmente diferentes; por ejemplo, el ojo de los vertebrados o el ala de un ave
2. Radiación adaptativa de grupos tan extensos como las fanerógamas o los eucariotes
3. Extinciones masivas como la de los dinosaurios en el periodo Cretácico

Aunque diferentes a las grandes rupturas y alteraciones de la macroevolución, los diminutos cambios microevolutivos ejemplifican los modos básicos de Interacción de los organismos con sus ambientes para producir cambios en todos los niveles. Las grandes modificaciones que experimentan las especies se denominan **filogenia**. La macroevolución se enfoca en

la creación de nuevos **grupos taxonómicos** (grupos clasificados dentro de un orden jerárquico) y la eliminación de los grupos más viejos.

25.7 La selección natural no siempre empuja a las poblaciones hacia un alelo individual de un gen particular. Es frecuente que en una población se mantengan en una proporción estable varios alelos, cada uno con su fenotipo característico. Esta diversidad fenotípica estable se conoce con el nombre de **polimorfismo balanceado**. Se piensa que uno de los mecanismos que promueven el polimorfismo balanceado es un fenómeno llamado **vigor híbrido** o **heterosis**, en el cual los individuos heterocigóticos son más resistentes y viables que los homocigóticos respecto al mismo gen. Desde hace tiempo se sabe que los híbridos suelen ser más vigorosos que los descendientes de cepas o razas puras. Por ejemplo, los cachorros cruzados son menos delicados que los cachorros de raza pura. En Estados Unidos, el desarrollo del maíz híbrido mejoró considerablemente el rendimiento y la calidad de los cultivos de ese grano y lanzó hasta la vicepresidencia de esa nación al genetista Henry Wallace, uno de los principales promotores de los experimentos de hibridación. Usando la anemia drepanocítica como

ejemplo, demuestre por qué el vigor híbrido podría mantener el polimorfismo en una población.

No en todos los casos se conocen las bases del vigor híbrido, pero quizás se relacionan con una menor probabilidad de homocigosis de genes recesivos dañinos (los híbridos son heterocigóticos en una enorme proporción de sus pares génicos). En ciertas regiones del mundo en que el paludismo sigue siendo un problema (por ejemplo en África), se observa una frecuencia extraordinariamente alta del alelo de la anemia drepanocítica junto con los alelos normales. En tales poblaciones los homocigotos —tanto los del alelo de la anemia drepanocítica como los normales— se encuentran en desventaja selectiva. Las personas con los alelos normales están expuestas a los devastadores efectos del paludismo; los individuos homocigóticos en el alelo de la anemia sufren los efectos debilitantes de esa enfermedad. Por el contrario, los heterocigotos en cuanto al alelo de la anemia drepanocítica no expresan ese gen en grado suficiente para ser debilitados por él, mas su hemoglobina está lo bastante afectada como para ser hospederos inadecuados para el parásito palúdico. Por tanto, los heterocigotos sirven como conservadores de ambos tipos de alelos, protegiéndolos así de las presiones selectivas que eliminan a los estados homocigóticos y manteniendo un polimorfismo balanceado en la población.

Problemas complementarios

- 25.8** Charles Darwin, siguiendo los pasos de su abuelo Erasmus, fue adepto de por vida a la teoría de la evolución.
a) Verdadero, b) Falso.
- 25.9** A Darwin lo motivaron sus muchos hallazgos de formas fósiles de transición.
a) Verdadero, b) Falso.
- 25.10** La presencia de estructuras apendiculares (de extremidades) rudimentarias en las serpientes es un argumento a favor del creacionismo.
a) Verdadero, b) Falso.
- 25.11** Se habla de evolución convergente cuando hay formación de estructuras finales similares a partir de estructuras ancestrales diferentes en organismos no emparentados entre sí pero que ocupan ambientes similares.
a) Verdadero, b) Falso.
- 25.12** Las estructuras convergentes son descritas como homólogas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 25.13** Al recalcar la importancia de la supervivencia del más apto en un contexto social, el darwinismo social condenó los programas de beneficencia y asistencia popular.
a) Verdadero, b) Falso.
- 25.14** Es probable que la alta frecuencia de enanismo en tre los Amish de Pennsylvania sea un ejemplo del efecto de fundador.
a) Verdadero, b) Falso.
- 25.15** La frecuencia del gen de la anemia drepanocítica entre los negros de Norteamérica es de 0.05. Por consiguiente, la frecuencia de esta enfermedad es de 0.0025 (0.25%).
a) Verdadero, b) Falso.
- 25.16** La frecuencia de heterocigotos en el problema anterior es de 0.095 (9.5%).
a) Verdadero, b) Falso.
- 25.17** Lamarck y Wallace citaron los mismos mecanismos de evolución.
a) Verdadero, b) Falso.

- 25.18 Todos los perros a) tienen exactamente el mismo número de cromosomas, b) pertenecen a la misma especie, c) tienen ciclo menstrual, d) a y b. e) a y c.

Respuestas

25.8 b)
25.9 b)
25.10 b)

25.11 a)
25.12 b); *son estructuras análogas*
25.13 a)

25.14 a)
25.15 a)
25.16 a)

25.17 b)
25.18 d)

Ecología

La palabra **ecología** se deriva de la raíz griega *oikós*, que significa "casa", y puede decirse que la ecología es en efecto el estudio de la casa de la vida. Es un enfoque **holístico** (general e integrador) destinado al estudio de los seres vivos **en su contexto**, tal y como se relacionan con su medio físico (aspectos **abióticos**) y con otros seres vivos (aspectos **bióticos**). Son esas interacciones de los seres vivos las que constituyen la materia prima para las investigaciones ecológicas. Asimismo, los ecólogos promueven y apoyan acciones sociales responsables y adecuadas cuyo fin es la conservación de la vida, tanto en su diversidad como en la riqueza de sus conexiones.

EJEMPLO 1 1) La Ecological Society of America abrió una oficina en Washington, D.C., con el fin de proporcionar al gobierno de Estados Unidos información que influya sobre las decisiones legislativas que atañen al medio ambiente. 2) El profesor E. O. Wilson de Harvard University es el líder de una campaña destinada a salvar los bosques tropicales lluviosos (selvas) de todo el mundo. 3) Los ecólogos suelen fungir como testigos expertos en juicios legales relacionados con el ambiente.

26.1 ANATOMÍA DE UN ECOSISTEMA

La unidad ecológica es el **ecosistema**, formado por un grupo de poblaciones diversas e interactuantes que viven dentro de ciertos límites regionales. La región así delimitada (**hábitat**) puede ser tan pequeña como una laguna cualquiera o tan vasta como el inmenso desierto del Sahara. Las diversas poblaciones interactuantes del ecosistema constituyen lo que se llama comunidad, es decir, son los componentes vivos del ecosistema. Algunos ecólogos se dedican casi exclusivamente al estudio de los seres vivos del ecosistema, mientras que otros investigan cómo limitan y regulan al ecosistema las características físicas del hábitat.

Aunque los ecosistemas incluyen desde las pozas de mareas y los arrecifes coralinos hasta las áridas

llanuras cubiertas por matorrales todos comparten ciertas características, las cuales fueron descubiertas conforme la ecología, disciplina biológica que hace tiempo era descriptiva casi por completo, fue transformándose paulatinamente en una ciencia experimental. Esas características son:

1. Flujo de energía
2. Recirculación (reciclaje) de nutrientes
3. Regulación del tamaño (número de individuos) de las poblaciones

FLUJO DE ENERGÍA

La energía fluye a través de la comunidad del ecosistema en un solo sentido mediante una cadena (o red) trófica en la que no faltan los devoradores, los devorados y una combinación de ambos. En términos de su relación con el flujo global de esa energía (alimento) a través de la cadena trófica, cada población tiene una función "ocupacional" determinada en el ecosistema:

Productores: el primer grupo en la cadena trófica, formado generalmente por plantas verdes que convierten parte de la energía solar en moléculas orgánicas (por fotosíntesis) que usan y almacenan en sus tejidos.

Consumidores: animales que se alimentan de plantas verdes o de otros animales. Los consumidores **primarios** son **herbívoros** que se nutren con los productores primarios (plantas). Los consumidores **secundarios** se alimentan de los consumidores primarios; los consumidores **terciarios**, **cuaternarios**, etc., están situados más adelante en la cadena.

Desintegradores: bacterias, hongos, plantas o animales que se nutren de organismos muertos y liberan la materia orgánica de dichos organismos para retomarla a la cadena trófica.

EJEMPLO 2 Cuando un venado muere en el campo su cuerpo es destrozado por especies carroceras como los buitres o los cuervos. La materia no devorada se pudre por acción de bacterias y hongos y de ese modo, las porciones

inaccesibles del cadáver que no fueron consumidas quedan a disposición de otros organismos de la comunidad.

El **nicho** es un hueco ocupacional o funcional del ecosistema que generalmente está ocupado por una especie determinada. Puesto que el flujo de energía es vital para el mantenimiento del ecosistema, los nichos son clasificados en términos de su relación con la cadena trófica. Así, todos los ecosistemas tienen un nicho ocupado por un consumidor primario, usualmente un herbívoro que se alimenta de un consumidor primario, el que a su vez es devorado por un consumidor secundario. El nicho —por así decirlo, la "profesión" calórica de cada organismo— puede ser definido de una manera más clara y específica que las categorías generales de productor, consumidor, etc.

RECIRCULACIÓN DE NUTRIENTES

Al cumplirse la segunda ley de la termodinámica (Cap. 2), la energía de la cadena trófica va perdiendo su capacidad de realizar trabajo conforme pasa de un eslabón a otro. Con cada transformación se desprende calor. Al final de la cadena trófica queda muy poca o ninguna energía libre, de modo que no es posible una recirculación (reciclaje) energética. Por el contrario, la materia no se pierde al pasar de un elemento de la cadena trófica al siguiente: el recorrido de las moléculas orgánicas y sus unidades elementales a lo largo de la cadena trófica puede ser descrito como si fuera un ciclo. Por lo general, los ecólogos estudian el paso de átomos específicos a través del ciclo —por ejemplo carbono (C), nitrógeno (N) y azufre (S)—, registrando sus diversos destinos conforme recorren la cadena trófica, salen al medio y vuelven a ingresar

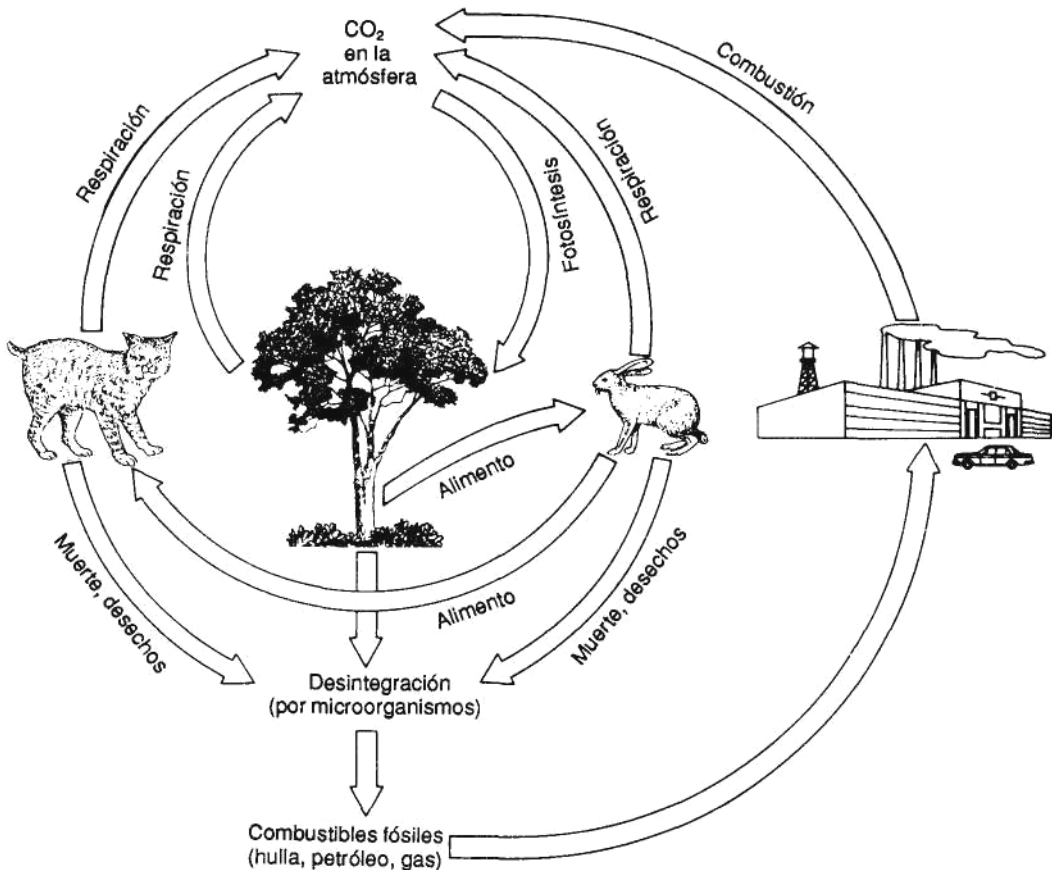


Fig. 26.1

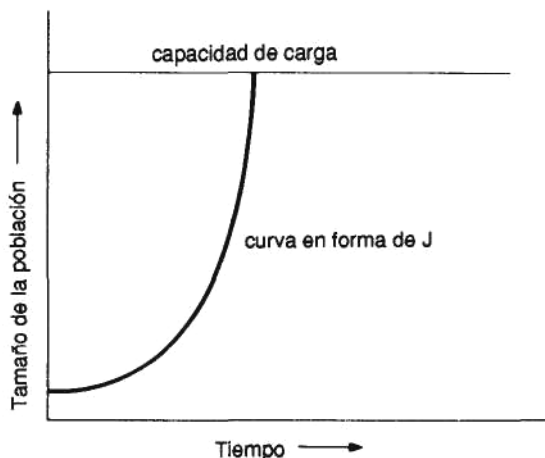


Fig. 26.2

en la comunidad. Dos de los ciclos mejor conocidos son el del nitrógeno y el del carbono.

El ciclo del nitrógeno se estudió en el capítulo 13. Como se aprecia en la figura 26.1, el ciclo del carbono es impulsado en forma alternante por la reducción (fotosíntesis) y la oxidación de ese elemento. El carbono ingresa en el ciclo en forma del CO_2 atmosférico que las plantas transforman por fotosíntesis en compuestos alimenticios. Tarde o temprano, ese carbono se convierte otra vez en CO_2 por respiración o combustión y de ese modo vuelve a comenzar el ciclo.

CONTROL DEL TAMAÑO DE LAS POBLACIONES

Tal como lo aseguraron Malthus y Darwin, las poblaciones naturales pueden crecer en forma exponencial en

vez de ir aumentando mediante la incorporación de un número constante de individuos. Debido a su enorme potencial reproductivo, las poblaciones **tienden** a duplicarse una y otra vez. Esa tasa constante de incremento (potencial reproductivo) genera números impresionantes de individuos en poco tiempo, ya que al aumentar la población dicha tasa es multiplicada por una base cada vez mayor (el número de individuos de la población). Esta situación puede resumirse mediante la ecuación diferencial $dN/dt = rN$, donde N es el número de individuos, t el tiempo y r la tasa intrínseca de crecimiento. Puesto que cada uno de los individuos contribuye a generar esa tendencia de la población al incremento, la tasa de crecimiento es igual a la tasa intrínseca r multiplicada por el número de individuos. Tal situación produce una curva de crecimiento exponencial típica, como la que se muestra en la figura 26.2. El crecimiento es lento al principio, pero luego se

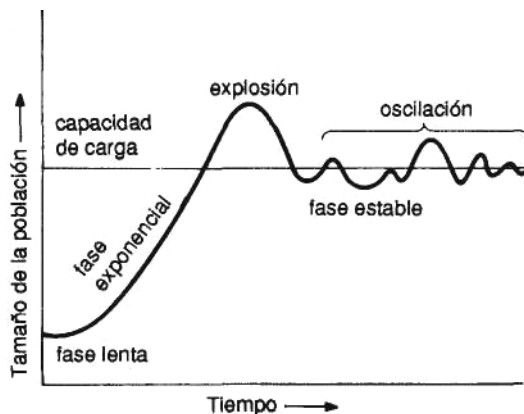


Fig. 26.3

vuelve muy rápido al aplicar la tasa constante a un número cada vez mayor de individuos. Incluso llega a un momento en que la pendiente de la curva se aproxima a la vertical. No obstante, este modelo es sólo teórico porque en la realidad las poblaciones que crecen de esa manera están sujetas a ciertas limitaciones. Lo normal es que la tasa de natalidad pronto sea igualada e incluso rebasada por un incremento de la tasa de mortalidad, fenómeno que tiende a mantener las poblaciones en números más o menos constantes.

Las dimensiones de las poblaciones estables son representadas por una modificación de la anterior ecuación: $dN/dt = rN[(K - N)/K]$, donde K es la **capacidad de carga**, es decir, el máximo número de individuos que el hábitat puede sostener. En esta nueva ecuación, la tasa de crecimiento es modificada por un factor: $(K - N)/K$. Como se aprecia en la figura 26.3, a un periodo de poco crecimiento llamado **fase lenta** sigue un periodo de notable crecimiento o **fase exponencial (log)**. A esto sucede un largo periodo de estabilidad numérica denominado **fase estable**. En esta tercera fase ocurren algunas fluctuaciones; por ejemplo, algunas explosiones numéricas, oscilaciones respecto a un número promedio, estabilización de la población en un número menor de individuos e inclusive su desplome y extinción total.

Hay dos tipos de mecanismos que mantienen uniformes las dimensiones de una población:

1. **Mecanismos dependientes de la densidad**, los cuales se modifican en función del tamaño de la población y se vuelven cada vez más eficaces al aumentar éste.
2. **Mecanismos independientes de la densidad**, los cuales funcionan por igual en todas las poblaciones, de modo que ejercen en una población densa los mismos efectos destructivos que en una población muy rara.

El control de las dimensiones de las poblaciones es una de las áreas de estudio en las que coinciden la evolución y la ecología. Gracias a experimentos de campo realizados en hábitat muy diversos, los ecólogos han podido precisar lo que se sabía acerca de los mecanismos de selección natural.

26.2 TIPOS DE ECOSISTEMAS

En cierto sentido, la capa planetaria relativamente delgada que integra el escenario donde ocurre toda la vida del planeta y que está constituida por océanos, tierra, aire y agua dulce es un solo ecosistema: la **biosfera**. En el concepto de la **nave espacial Tierra** se recalca la unidad interactuante de todos los seres vivos del planeta. Dentro de la biosfera se ha establecido una subdivisión tradicional de los principales tipos ecológicos. Los **regiones**

terrestres han sido más ampliamente exploradas que los **habitats marinos o dulceacuáticos** (del agua dulce), pero eso no significa que se les asigne mayor importancia y ni siquiera que se les considere más interesantes o complejos.

Cualquiera de los tipos de ecosistemas terrestres característicos es un **bioma**. Los biomas son las unidades comunitarias más grandes clasificadas por los ecólogos. He aquí los biomas de mayor importancia del planeta:

1. **Bosque tropical lluvioso:** densos bosques caracterizados por sus temperaturas calurosas y su intensa precipitación pluvial. Abundan los árboles, pero la fertilidad es sólo aparente y en realidad los suelos son muy pobres.
2. **Desierto:** regiones con lluvias escasas y vida vegetal muy modesta. Aunque el arenoso Sahara es el más famoso de los desiertos, muchas regiones desérticas son rocosas y su aspecto es muy diferente de lo que normalmente se asocia con un desierto.
3. **Chaparral:** regiones con verano prolongado, caluroso y seco e invierno templado y lluvioso; la vegetación predominante son pequeños árboles y arbustos. Los animales que viven en ellas suelen ser pequeños y de colores pardos.
4. **Sabanas:** regiones tropicales de pastizal que se caracterizan por sus lluvias ligeras y estacionales.

EJEMPLO 3 Las sabanas de África, que empiezan al sur del desierto, están dominadas por pastos de raíces profundas y escasos manchones de árboles y arbustos. En esta región ideal de apacentamiento, el ecosistema está dominado por una rica diversidad de grandes mamíferos (jirafas, cebras, ñúes, etc.).

5. **Praderas templadas:** grandes extensiones de las zonas templadas que se caracterizan por disponer de poca agua durante la mayor parte del año; en ellas predominan los pastos silvestres, arbustos y algunas plantas anuales. Pequeños roedores coexisten con grandes carnívoros y estos últimos dependen de los primeros.
6. **Taiga:** bosques boreales cubiertos por enormes coníferas. La fauna incluye desde animales pequeños, por ejemplo liebres, ratones, musarañas y linceos, hasta grandes especies como los osos, antes, ciervos y alces. Nieva la mayor parte del año.
7. **Tundra:** una región de pastizal modificada que se encuentra en las zonas boreales; hace tanto frío que en ellas existe una capa de subsuelo

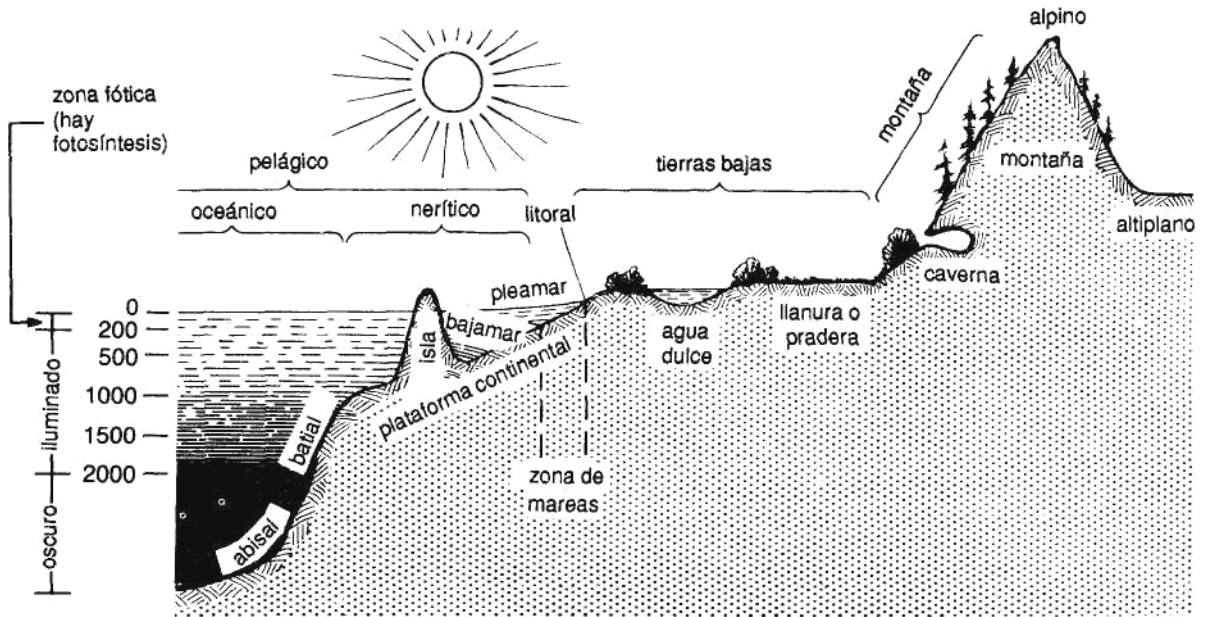


Fig. 26.4 Algunos ambientes ecológicos comunes. (De Storey cols., General Zoology.)

permanentemente congelada (**permafrost**). La corta temporada de crecimiento representada por el verano boreal permite la subsistencia de hierbas y juncos, plantas de las que depende la fauna, integrada por aves, lemmings, zorras y grandes cantidades de insectos.

8. **Bosque templado caducifolio:** exuberantes bosques de árboles que tiran su follaje durante el invierno, matorrales, arbustos y pastos intercalados con **plantas criptógamas** (musgos y hepáticas). Los inviernos fríos se alternan con veranos tibios y de abundantes lluvias. No escasea la vida animal, que va desde ratones, ardillas terrestres y mapaches hasta lobos y pumas.

La mayor parte de la superficie del planeta está cubierta por agua. El ambiente marino (agua salada) constituye aproximadamente el 70% de esa superficie. Los ambientes acuáticos, tanto marinos como de agua dulce, poseen una amplia variedad de comunidades bióticas e influyen de modo significativo sobre los aspectos económicos de las sociedades humanas.

Desde el punto de vista ecológico, los océanos pueden dividirse en: la región **nerítica** situada encima de la plataforma continental y las **profundidades oceánicas** que se encuentran más allá de las aguas relativamente someras de la plataforma continental (Fig. 26.4). La porción de la región nerítica situada cerca de las playas se

denomina **zona litoral**. Debido a sus corrientes y a la total penetración de la luz solar, dado que sus aguas son poco profundas, esta zona es particularmente rica en vida vegetal y animal. Un poco más hacia la tierra firme se encuentra la **zona de mareas**, la cual queda cubierta por las aguas durante la pleamar y está expuesta al aire durante la bajamar. Las profundidades oceánicas se dividen en: una **zona pelágica** en la que abunda el plancton y una **zona abisal** mucho más profunda.

26.3 ESTABILIDAD Y SUCESIÓN ECOLÓGICAS

Algunos ecólogos se refieren a los ecosistemas como si se tratara de superorganismos que poseen propiedades inherentes de crecimiento, metabolismo, periodicidad de actividades y, finalmente, muerte. Los ecosistemas son mucho más abiertos y cuentan con límites no tan bien definidos como los de los organismos individuales. Por eso, cabe decir que ese concepto es una simplificación exagerada de lo que sucede en la realidad, pero es útil para clasificar algunos aspectos funcionales del ecosistema.

Cuando se habla de la **trama de la vida**, se hace referencia a las relaciones interdependientes que ocurren en la comunidad y eso tiene como fin reflejar la complejidad de las interacciones que ocurren.

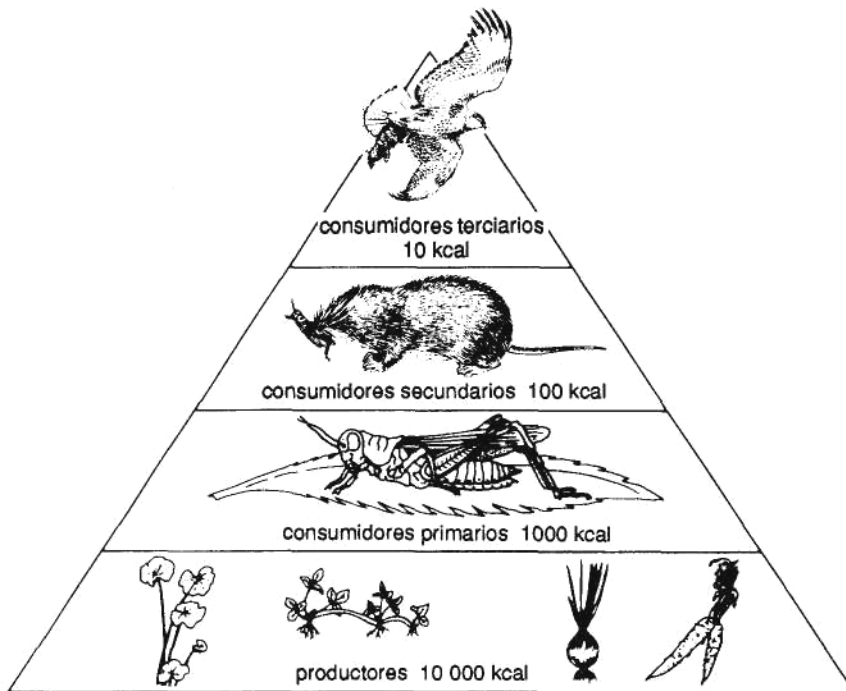
EJEMPLO 4 Las cadenas alimenticias que existen dentro de las comunidades son en realidad complejas redes en las que muchas especies funcionan como productores, otras se comportan como consumidores y otras más, como desintegradores. En un bosque de Norteamérica puede haber hasta 60 especies de aves que se alimentan de varios centenares de especies de insectos. Todas esas aves forman parte de un mismo **nivel trófico**: obtienen su alimento en la misma forma y tienen una relación nutricional semejante con otros miembros de la cadena trófica.

Hace tiempo se pensaba que la estabilidad de los ecosistemas tenía relación directa con su complejidad, sobre todo con las múltiples interacciones que ocurren dentro de una red trófica. Sin embargo, estudios de campo más recientes han demostrado que algunos ecosistemas sencillos poseen una estabilidad considerable; no obstante, cuando cierto nivel trófico está ocupado por una sola población, la desaparición de ésta puede condenar a muerte a todo el ecosistema.

Aunque los ecosistemas poseen cierta flexibilidad y tienden a mantener su integridad, pueden ser dañados en forma irreparable por:

1. Cambios bruscos del ambiente (fluctuaciones de temperatura, sequías, inundaciones) que destruyan una porción significativa de la comunidad
2. Incrementos descontrolados del número de individuos de ciertas poblaciones debido a una falla en los mecanismos de control de la población
3. Pérdida de minerales u otros nutrientes clave en el ecosistema
4. Interferencia humana, lo que puede significar destrucción de los hábitat, caza excesiva de ciertas especies o contaminación con sustancias tóxicas que el ecosistema no puede eliminar

Del mismo modo que los individuos sufren cambios al ir madurando, también los ecosistemas van adquiriendo nuevas características y poco a poco las viejas comunidades son sustituidas por nuevas poblaciones. Este cambio paulatino de la constitución de la comunidad que ocupa un hábitat se llama **sucesión ecológica**. La sucesión ocurre conforme los antiguos habitantes del ecosistema modifican su ambiente para dar nuevas



26.5 Transferencia de energía en una pirámide trófica típica que se inicia con un millón de kcal de luz solar. (Tomado en parte de Storer y cols., General Zoology.)

oportunidades a la siguiente generación de plantas y animales. La sucesión prosigue hasta que se alcanza una **comunidad climax**, es decir, una comunidad perfectamente adaptada al ambiente y que ya no sufre cambios importantes por largo tiempo.

26.4 BIOMASA Y DISPERSIÓN DE LAS ESPECIES

Por **biomasa** se entiende el peso total de los organismos que viven en un ecosistema. Este término suele aplicarse a niveles tróficos determinados con el fin de averiguar lo que sucede durante el paso de energía a través de una cadena trófica. Dado que hay pérdida continua de biomasa conforme se avanza en la cadena trófica, cabe considerar que la comunidad es una **pirámide** (Fig. 26.5) en términos de biomasa. En las pirámides tróficas (de energía) se observa una amplia base productora coronada por poblaciones de consumidores cada vez más pequeñas. El consumidor final forma el ápice de la pirámide.

La **capacidad de carga** de un hábitat es el límite superior de su capacidad para sostener la vida. En general, este parámetro se expresa como el número de individuos que puede sobrevivir en una comunidad estable. Por cuanto se refiere a los animales, la capacidad de carga suele ser función de los recursos alimenticios disponibles; en el caso de las plantas depende de los nutrientes minerales, las concentraciones de CO₂ o la disponibilidad de luz solar. Cuando la capacidad de carga es relativamente alta las densidades de población tienden a ser grandes. Pero si la capacidad es baja, las poblaciones se dispersan. Los bosques tropicales lluviosos se caracterizan por sus altas capacidades de carga para muchas especies de plantas y animales.

La densidad de población es una peculiaridad cuantitativa de los ecosistemas; su aspecto cualitativo es la dispersión de los individuos en el espacio. Eugene P. Odum, de la University of Georgia, cita tres tipos generales de distribución:

1. Distribución **aleatoria**, en la que los individuos se dispersan por todo el hábitat sin que pueda observarse un patrón determinado.
2. Distribución **uniforme**, en la cual se observan patrones regulares de dispersión; por ejemplo, las flores que cubren un campo.
3. **Aglomeración**, en la que se observan agrupaciones irregulares; por ejemplo, las parvadas de especies silvestres.

Los patrones o esquemas de dispersión dependen de los grados de socialización de cada población, de la topografía y la distribución de la vida vegetal, de las interacciones con otras especies, de la disponibilidad de recursos y así sucesivamente. Los **factores de dispersión** tienden a separar a los miembros de las poblaciones,

mientras que los **factores de cohesión** hacen que los individuos se reúnan.

Para cuando empezó la Primera Guerra Mundial, los ecólogos ya habían demostrado que en virtud de la competencia no es posible que dos especies ocupen por mucho tiempo un mismo nicho; esta es la **regla del nicho**. Durante la década de 1930, el biólogo soviético G. F. Gause realizó una serie de complejos experimentos con *Paramecium* y eso le permitió generalizar la regla del nicho, pues demostró que la competencia por un recurso escaso hace que una especie domine a la otra. Este **principio de la exclusión competitiva** o principio de Gause ha sido confirmado y reconfirmado mediante diversos experimentos de laboratorio y recalca la participación de la competencia en la determinación de la supervivencia de las especies dentro del ecosistema. Con todo, en la década de 1980 los ecólogos se percataron de que en la naturaleza es posible que varias especies ocupen el mismo nicho. Por tanto, aunque se acepta la existencia de la exclusión competitiva se está evaluando su participación en la naturaleza.

26.5 ALTERACIÓN DE LA ESTABILIDAD DE UN ECOSISTEMA

Los ecosistemas poseen elasticidad y resistencia a una variedad de perturbaciones, lo cual sugiere la existencia de mecanismos homeostáticos de control. Los cambios que ocurren lentamente se traducen en una serie de sucesiones tendientes a la relativa estabilidad a largo plazo de la comunidad climax. Aunque muchas perturbaciones relativamente graves son soportables, las grandes catástrofes ambientales pueden sumir en el caos hasta las comunidades climax estables. Las comunidades más jóvenes, que son mucho más activas y productivas que los sistemas más maduros, tienen menor capacidad para resistir las afrentas ambientales.

SIMPLIFICACIÓN Y ENCOGIMIENTO DE NICHOS

Hace tiempo se pensaba que una gran diversidad de especies y un patrón de interacciones complejo e intrincado entre las poblaciones de una comunidad conferían mayor estabilidad al ecosistema. Sin embargo, a esta noción tradicional se oponen las simulaciones computadorizadas de modelos de ecosistemas hipotéticos y la gran fragilidad a las perturbaciones físicas observada en los bosques tropicales lluviosos a pesar de su extraordinaria riqueza en especies. Los ecosistemas más sencillos y con menos ramificaciones en sus redes funcionales (cadenas tróficas y ciclos de nutrientes) exhiben mayor degradación al sufrir ofensas ambientales, pero se recuperan con bastante rapidez y adoptan nuevas estructuras estables. Los ecosistemas complejos no son afectados

inicialmente de modo tan profundo por las dislocaciones del ambiente físico, pero estas perturbaciones inician reverbaciones que pueden traducirse, a largo plazo, en alteraciones permanentes.

La estabilidad de la comunidad se ve afectada positivamente de una manera más clara por la diversidad del medio físico. Cuando diversos factores convergen para influir sobre la temperatura, la precipitación pluvial, la velocidad y dirección del viento, etcétera, los ecosistemas parecen tener mayor capacidad para ajustarse a las perturbaciones temporales.

En general, la intervención humana simplifica todos los aspectos de los ecosistemas. Cuando en la naturaleza existe una variedad de especies que ocupan niveles tróficos separados, la introducción de prácticas agrícolas o el emplazamiento de un asentamiento humano reduce esas especies a sólo una e incluso a ninguna.

EJEMPLO 5 Como parte de la práctica del monocultivo, muchos agricultores despejan un terreno y siembran una sola cosa; por ejemplo, cierta variedad de maíz. Cuando una enfermedad ataca a ese cultivo, el ecosistema "artificial se desploma por completo debido a que su único productor primario es el maíz. El uso de cepas consanguíneas de ciertas especies agrícolas básicas tiene por consecuencia un aumento de la vulnerabilidad de esos cultivos a los enemigos naturales y representa un alto riesgo para el ecosistema y para el agricultor por igual.

CONTAMINACIÓN

La **contaminación** se define en términos generales como la introducción de sustancias dañinas al ecosistema. Aunque se piensa que la contaminación es una actividad humana cuyos resultados son el desecho de plásticos, toxinas sintéticas, sustancias químicas no degradables, etcétera, en los canales de flujo de los ecosistemas, también intervienen procesos naturales cuyos productos hacen que los ecosistemas "se indigesten", "vomiten" e incluso mueran. Los volcanes activos y los incendios forestales arrojan cenizas y otros contaminantes atmosféricos que pueden dañar gravemente a los ecosistemas y hasta destruirlos.

Uno de los problemas de los contaminantes, aplicable en particular a las sustancias orgánicas tóxicas, es que su concentración va aumentando conforme recorren una cadena trófica. Por ejemplo, si un lago contiene cantidades muy pequeñas del insecticida DDT, los diminutos invertebrados que habitan en sus aguas pueden concentrar ese plaguicida unas 100 veces; desde luego, las concentraciones acumuladas y almacenadas en los tejidos adiposos de los peces que se alimentan de esos pequeños invertebrados son mucho mayores. Para cuando el DDT llega a las aves que se nutren de los peces,

su concentración es miles de veces mayor que la presente en el lago.

Se ha estudiado acuciosamente la contaminación de ecosistemas con metales como el plomo y el mercurio. Esas sustancias son particularmente dañinas para los depredadores que ocupan niveles superiores de las cadenas tróficas; por ejemplo, los consumidores terciarios. Ese nivel no sólo es ocupado por los grandes carnívoros salvajes, sino también por el ser humano.

El plomo pertenece a un grupo de metales pesados que interactúan con las proteínas precipitándolas. Tejidos como el encéfalo y células como los eritrocitos son particularmente vulnerables a los efectos del plomo. Entre los síntomas de envenenamiento por plomo (saturnismo) pueden citarse debilidad y temblores musculares, interferencia de los procesos de pensamiento, entorpecimiento del transporte de oxígeno por los eritrocitos y destrucción de nervios.

El plomo llega a las comunidades porque está presente en la gasolina. La combustión de gasolina con plomo arroja a la atmósfera compuestos de ese elemento. En la actualidad se exige que la mayor parte de los automóviles de fabricación reciente utilicen gasolina sin plomo, lo que ha disminuido en grado considerable la contaminación por ese metal. Hace tiempo se usaban pinturas a base de plomo, pero actualmente ya se discontinuó su fabricación. A veces se dan casos de saturnismo en niños que chupan la pintura de apartamentos y casas viejas.

EJEMPLO 6 Algunos historiadores creen que la caída del Imperio Romano se debió a que su élite padeció saturnismo. Esta curiosa teoría se basa en el hecho de que sólo la opulenta clase social superior podía pagar los complejos sistemas de plomería que llevaban agua directamente a sus hogares o adquirir los recipientes de peltre en que solía guardarse el vino. Los sistemas de plomería y los utensilios de peltre tenían grandes cantidades de plomo. Es probable que, poco a poco, la acaudalada nobleza que dirigía el imperio perdiera su iniciativa, su capacidad intelectual e inclusive su aptitud física a causa del saturnismo. Muchos de los efectos del saturnismo no aparecen sino después de largo tiempo y en un principio sólo provocan una sutil degeneración.

El mercurio también atrajo la atención de los historiadores. Se cree que las sales de mercurio utilizadas por los sombrereros franceses para suavizar las pieles les provocaban ciertos trastornos nerviosos. Se supone que muchos sombrereros eran sumamente irritables y presentaban síntomas de trastornos nerviosos como consecuencia del saturnismo con mercurio. Las características individuales del Sombrero Loco, uno de los personajes del cuento *Alicia en el país de las maravillas*, surgen de esa observación histórica. En fechas recientes algunos escépticos han cuestionado la autenticidad de esos informes. Sin embargo, se demostró que las sales

mercuriales presentes en los desechos industriales de la bahía de Minamata (Japón) mataron a muchos ciudadanos que comieron mariscos contaminados.

En general, contaminar implica introducir en el ecosistema alguna sustancia nociva que provoque perturbaciones en éste. La eutroficación es un exceso de algo bueno. Si las aguas de un lago o un río tienen abundancia excesiva de nutrientes se estimula en ellas una proliferación explosiva del fitoplancton (plantas microscópicas y algas flotantes). A partir de ese momento, en poco tiempo la población fitoplanctónica alcanza tal densidad que se agotan ciertos gases o nutrientes esenciales y se empiezan a acumular toxinas; el resultado final es la muerte del fitoplancton, que se convierte en una pestilente masa en putrefacción.

Aunque el concepto de eutroficación se basa en la presencia de excesos de nutrientes, también puede ser ocasionada por un incremento de la temperatura del agua; esto se debe generalmente a la descarga del agua caliente de ciertas plantas industriales. La mayor temperatura puede acelerar la actividad de la comunidad algácea y ocasionar una sobrepoblación. El resultado final es idéntico al ocasionado por un exceso de nutrientes.

La eutroficación también puede manifestarse como un crecimiento exagerado de plantas superiores como los juncos (tule) o el lirio acuático. En lagos destinados a la recreación, la proliferación exagerada de esas malezas acuáticas puede representar un grave problema para cualquier comunidad humana cuya economía dependa del turismo o de los visitantes veraniegos.

Problemas resueltos

26.1 ¿Cuáles son los puntos más fuertes y más débiles del enfoque ecológico de la vida?

El punto más fuerte de la ecología es que estudia los seres vivos en el contexto de su entorno natural en vez de hacerlo en condiciones de aislamiento artificial. Otras ramas de la biología se enfocan en aspectos particulares de los organismos, lo que puede hacerlas perder la noción de la realidad en el momento de establecer las conexiones e interrelaciones indispensables para comprender la vida en su totalidad. Gracias a su enfoque en el contexto en el cual se desarrollan y funcionan los organismos, la ecología reúne diversas disciplinas. La evolución, que funciona como estructura central del estudio de la biología, sólo puede ser apreciada en toda su magnitud desde el ventajoso punto de vista ecológico de las poblaciones interactuando con su medio. Las perspectivas particulares de la anatomía, la sistemática, la bioquímica y hasta la biología molecular adquieren vigor al ser utilizadas para analizar los ecosistemas. En un nivel más práctico, el estudio de los ecosistemas existentes ha infundido vida al movimiento conservacionista y ha promovido esfuerzos más activos por mantener los ecosistemas e incluso por proteger especies individuales de plantas y animales amenazados por la extinción.

Una posible debilidad de la ecología se deriva del amplísimo espectro que cubre, ya que eso la vuelve difusa. Cada ecólogo se dedica a estudiar aspectos particulares de las comunidades o del medio físico, pero quizá el novato se acobarde ante la enorme extensión de este campo. Dicha extensión pudo manejarse más fácilmente durante la fase descriptiva. La importancia cada vez mayor que se le está dando a la experimentación introduce otro

problema. En muchos casos no es sencillo establecer en una situación de campo las condiciones controladas necesarias para realizar experimentos. Si bien es cierto que los ecosistemas pueden ser estudiados de manera pasiva, de modo que el ecólogo se concrete a observar fenómenos como el flujo de energía, la diversidad de especies, etcétera, los esfuerzos más ambiciosos; encaminados hacia el establecimiento de una ciencia ecológica, demandan intervenciones de muy difícil aislamiento y control. Se ha logrado cierto éxito, sobre todo en casos donde el hábitat está claramente delimitado; por ejemplo, las islas.

26.2 La biomasa de los consumidores primarios de una cadena trófica es muy inferior a la biomasa de los productores (primarios). ¿Por qué?

La energía almacenada por las plantas del primer nivel trófico no puede ser transferida sin pérdida al siguiente nivel, ya que toda transferencia de energía implica desperdicio o incremento de la entropía. Por otro lado, la planta destina buena parte de la energía que obtiene del Sol a su propio mantenimiento y a la síntesis de sus propias estructuras vitales. Esto significa que menos del 10 al 15% de las calorías almacenadas por las plantas pasan a los herbívoros que integran el siguiente nivel trófico.

26.3 ¿Por qué cabría la posibilidad de decir que los productores primarios son transductores?

Las plantas fotosintéticas, sean algas marinas, pastos de una pradera o milpas de un maíz, convierten la energía radiante del Sol en la **energía química** almacenada en los enlaces de sus azúcares, grasas y

proternas. Esas son las moléculas que la planta utiliza toda la vida y que pasan a los eslabones superiores de la cadena al morir o al desprenderse de dicha planta estructuras senescentes como los frutos. Por tanto, es correcto decir que las plantas son **transductores**, ya que no generan energía sino la transforman y transmiten posteriormente a otros niveles tróficos de su ecosistema.

26.4 En opinión del lector ¿cuáles serían algunos de los mecanismos dependientes de la densidad que empiezan a controlar a las poblaciones cuando ocurre una sobrepoblación?

Conforme aumenta la densidad de una población pueden irse agotando los recursos alimenticios disponibles, lo que eleva la tasa de mortalidad. Los consumidores finales son los más vulnerables a la creciente escasez de alimento. Sin embargo, hay otros recursos materiales, como los sitios de refugio, los territorios de reproducción, los materiales de construcción, etc., que también son críticos para mantener las poblaciones dentro de límites razonables.

En condiciones de hacinamiento ocurre un aumento de la competencia intraespecífica y la agresión. Esto puede ocasionar la emigración de los individuos menos resistentes. En ciertas poblaciones de mamíferos, el estrés ocasionado por las condiciones de hacinamiento provoca infanticidio, mal funcionamiento del sistema endocrino (sobre todo de las glándulas suprarrenales), esterilidad y hasta un incremento de la actividad homosexual; todos estos factores reducen la tasa de crecimiento de la población.

Conforme va incrementándose la densidad de una población se registra un aumento de la transmisión de enfermedades contagiosas. Esto puede deberse al mayor contacto entre individuos, lo cual facilita la diseminación de infecciones bacterianas, pero también a la menor resistencia ocasionada por las condiciones de hacinamiento.

En las poblaciones perseguidas por grandes carnívoros existe una íntima relación entre depredador y presa. El incremento del número de individuos en la población de la presa hace más fácil que la población de depredadores capture su alimento. El resultado de ese incremento en la disponibilidad de alimento es que la población del depredador también crece, lo cual impide un mayor aumento del número de individuos de la especie depredada.

En gran medida, la homeostasis al nivel de la población se basa en la intervención de factores dependientes de la densidad como mecanismos autorregulatorios. Las catástrofes naturales (independientes de la densidad) también limitan el tamaño de las poblaciones pero sin relación directa con la densidad, ya que los terremotos, incendios, erupciones volcánicas, etc. destruyen a las poblaciones poco densas con la misma facilidad que a las grandes aglomeraciones.

26.5 Ya se vio que en ausencia de factores limitantes el crecimiento de las poblaciones puede expresarse mediante la ecuación $dN/dt = rN$, cuya gráfica es una curva exponencial. La introducción del factor de capacidad de carga $(K - N)/K$ modifica esta curva y la convierte en la curva sigmoideal característica de las poblaciones reales. Analice matemáticamente lo que sucede al incrementar el valor de N y compare sus resultados con lo que ocurre en la población.

Cuando el valor de N es muy pequeño, $(K - N)/K$ es casi igual a 1 y la ecuación $dN/dt = rN(K - N)/K$ puede expresarse prácticamente como $dN/dt = rN$. Por tanto, cuando N es bajo, existen pocos factores dependientes de la densidad que limiten el crecimiento y la curva de crecimiento se parece a la curva exponencial. Sin embargo, conforme aumentan las dimensiones de la población, el término $(K - N)/K$ se vuelve cada vez más pequeño y la pendiente disminuye. Esto corresponde al incremento de los factores que limitan el crecimiento de la población. Cuando las densidades de población son muy elevadas, de modo que el valor de N es muy alto, el término $(K - N)/K$ se aproxima a cero y la pendiente se vuelve casi horizontal, como se observa en las poblaciones que se encuentran en equilibrio.

26.6 La estrategia reproductiva de las poblaciones puede describirse en términos de dos modelos teóricos. En esencia, la **estrategia por selección** res un mecanismo pródigo. Las especies seleccionadas a través de este mecanismo reproductivo de alto riesgo producen grandes cantidades de pequeñas crías, que maduran rápidamente y con poca intervención paterna en cuanto a vigilancia o condicionamiento. La reproducción ocurre una o pocas veces, lo que le sugirió a Helena Curtis que sería conveniente aplicar a este mecanismo el calificativo "explosivo". Por el contrario, las especies con **selección K** producen pocas crías, relativamente grandes y que maduran con lentitud. Los cuidados paternos son muy intensivos y pueden incluir un esmerado desarrollo social para garantizar que las crías sobrevivan durante su vulnerable etapa juvenil y se preparen para asumir sus responsabilidades de adulto. Es probable que la actividad reproductiva no comience sino después de que el individuo alcance la madurez, por lo general tras un largo periodo de desarrollo. Sin embargo, una vez llegada la edad adulta, la capacidad reproductiva se conserva por largo tiempo. No en todos los casos existe una separación clara entre esos dos mecanismos. Es muy común que las especies se sitúen en algún punto entre esos dos extremos. ¿Cómo responderán al estrés ambiental las especies de esos tipos

extremos (consideradas como poblaciones)? ¿Qué aspecto tienen sus curvas de crecimiento?

Las especies con selección r pueden lograr un notable crecimiento numérico en poco tiempo. Aunque los individuos son vulnerables a los estreses ambientales, la población entera puede sobrevivir porque el más pequeño vestigio de ella tiene la capacidad de funcionar como un núcleo de pronta recuperación de la densidad original de la población. Las curvas de crecimiento de las especies de este tipo se asemejan a la curva exponencial, con rápidos incrementos seguidos por pronunciadas declinaciones numéricas. En las especies con una clara selección K los individuos son más longevos, pero la población es más vulnerable a la destrucción por perturbaciones ambientales debido a su potencial reproductivo relativamente lento. Estas poblaciones, que son estables y tienden a mantener sus números cerca de un nivel determinado, son representadas por una curva sigmoideal.

26.7 Los organismos de un ecosistema interactúan de muchas maneras. Una de las relaciones más comunes es la que hay entre depredador y presa. En la mayoría de los casos, el depredador sólo busca a su presa cuando tiene que satisfacer necesidades de nutrientes. De vez en cuando los depredadores matan por gusto, como cuando un gato juega con un ratón y acaba por matarlo. Entre los seres humanos es muy común la caza deportiva; la cacería humana ha llevado al borde de la extinción a muchas especies raras o de gran valor (p. ej. los caimanes y los elefantes).

Otro tipo de relación es una asociación íntima a largo plazo entre dos especies diferentes: la **simbiosis**. Es muy frecuente que uno de los organismos viva dentro del otro o encima de él. Existen tres tipos de relación simbiótica basados en el efecto que la asociación tenga para ambos organismos. ¿Cuáles son esos tres tipos de relación?

- 1. Comensalismo:** relación en la que uno de los socios se beneficia mientras que el otro no recibe ni beneficio ni daño alguno. Un buen ejemplo es la remora, pez que mediante una ventosa que tiene encima de la cabeza se fija al vientre de los tiburones. Gracias a su actividad constante y a su manera poco ordenada de alimentarse, el tiburón proporciona a la remora transporte y abundantes "migajas". La remora no despierta el interés alimenticio del tiburón.
- 2. Mutualismo:** asociación en la que ambos miembros se benefician. Un líquen consta de un hongo apretadamente entrelazado con un alga verde. Los líquenes son muy prominentes en regiones desprovistas casi de vida, como los desiertos y los páramos. El hongo aporta agua y un anclaje firme al sustrato arenoso o rocoso,

mientras que el alga sintetiza el alimento de ambos gracias a su capacidad fotosintética.

- 3. Parasitismo:** estrategia nutricional muy generalizada en la que uno de los participantes daña al otro. El explotador se denomina **parásito**, mientras que el otro socio se conoce como **hospedero** (a veces llamado **huésped**). En general, el parasitismo se basa en una asociación muy íntima entre el parásito y su hospedero. Se calcula que el número de especies parásitas es mayor que el de especies de vida libre. Todas las enfermedades bacterianas se deben a una infestación parasítica por microorganismos patógenos. Muchas especies de gusanos planos (*Platyhelminthes*) y gusanos redondos (*Nema-thelminthes*) son parásitos de vertebrados que van desde las ranas hasta el ser humano.

26.8 Laterización se refiere al proceso mediante el cual los suelos supuestamente fértiles de los bosques tropicales lluviosos se convierten en una dura capa encostrante al perder su cubierta vegetal original. La **laterita** que se forma no puede sostener el desarrollo de plantas domésticas (y para tal caso, el de ninguna otra planta). Hace tiempo se talaron grandes extensiones de las selvas de Brasil con la esperanza de encontrar debajo de la espesa vegetación suelos extraordinariamente fértiles. Lo cierto es que los suelos son relativamente infértiles; esto, aunado a la laterización, llevó al fracaso todo esfuerzo agrícola. En vista de la exuberante proliferación vegetal de las selvas, ¿cómo explicaría el lector la poca fertilidad de los suelos? ¿Qué efectos tiene sobre los suelos la práctica de roza, tumba y quema?

La aparente fertilidad del suelo de las selvas se debe a la capa superficial de sotovegetación (vegetación inmediata al suelo). Cuando esa vegetación es eliminada, el suelo subyacente es inadecuado para la agricultura porque sus nutrientes ya fueron agotados por la exuberante vegetación original. Al mismo tiempo, los nutrientes minerales son lixiviados (arrastrados) por las intensas lluvias que azotan directamente el suelo y lo despojan de sus elementos solubles y compuestos minerales. Cuando se talan las selvas no sólo se forma una costra infértil, sino que la precipitación pluvial disminuye considerablemente debido a que buena parte del agua presente en la atmósfera era generada por la densa vegetación desaparecida. En la actualidad se están buscando alternativas que permitan sustituir la tala de los bosques tropicales lluviosos.

26.3 La vida es muy abundante en las aguas relativamente someras de la **zona litoral**; sin embargo, ¿cómo puede existir vida en las aguas más profundas de la zona pelágica e incluso en las

profundidades abisales donde no penetra la luz en absoluto?

En efecto, aunque las poblaciones de esas aguas profundas —en su mayor parte animales— están muy lejos de las capas de agua en que la luz puede penetrar, mantienen relaciones funcionales con las cohortes biológicas que viven en las capas superficiales. Cuando mueren las plantas y animales de la superficie, los productos de su desintegración se hunden hasta llegar al fondo del mar, donde son utilizados por los organismos abisales. La sedimentación de ese material se facilita debido a corrientes verticales impulsadas por las diferencias de temperatura entre las distintas zonas del océano.

No sólo ocurre sedimentación de los restos de los organismos de las aguas poco profundas, sino que los minerales y la materia orgánica del fondo oceánico ascienden con las poderosas corrientes, lo que también contribuye a sostener la vida en las profundidades oceánicas. Por otra parte, en algunas fisuras del fondo oceánico existen comunidades especiales. Ciertos gases (por ejemplo, sulfuro de hidrógeno) que salen por las fisuras funcionan como sustitutos quimiosintéticos de la fotosíntesis, de modo que una variedad de extrañas criaturas vive ahí gracias a la oxidación del sulfuro de hidrógeno y de otros gases ricos en energía.

- 26.10** Explique por qué el DDT se encuentra en bajas concentraciones en el medio general y sin embargo alcanza concentraciones mortales en los habitantes de la región contaminada.

Al igual que muchas sustancias tóxicas, el DDT tiende a acumularse en el tejido adiposo. Aunque inicialmente puede estar disperso en el medio, los productores lo extraen del medio general y lo concentran. Puesto que los consumidores primarios devoran selectivamente a los productores, dichos consumidores ingieren concentraciones más altas que las presentes en el medio general. A su vez, ellos acumulan las toxinas y al ser devorados transmiten al siguiente nivel concentraciones todavía mayores. Por tanto, cada nivel trófico exhibe concentraciones tóxicas mucho más altas que las presentes en el nivel inmediato inferior, de modo que los niveles superiores tienen concentraciones mucho mayores que las observadas en la base de la cadena trófica.

- 26.11** Se ha visto que la contaminación del aire es una amenaza ambiental que no tiene remedio y que sí se extiende por todas partes. ¿Cuáles son los contaminantes atmosféricos más peligrosos y cómo afectan el bienestar del ser humano?

El monóxido de carbono, formado por combustión incompleta de la gasolina y también presente en los humos industriales, compite con el oxígeno por los sitios de fijación de la hemoglobina. Este gas es mortal cuando se encuentra en un recinto cerrado. En bajas concentraciones, su toxicidad provoca dolor de cabeza, aturdimiento y vista borrosa.

En fechas recientes se están descubriendo apenas los efectos de otro producto de la combustión: el dióxido de carbono. Este gas se produce en tan grandes cantidades que las plantas —que en condiciones normales regulan las concentraciones atmosféricas de ese gas— ya no pueden procesarlo y empieza a acumularse en la atmósfera. Aunque en sus concentraciones actuales el CO₂ todavía no es tóxico, su acumulación está atrapando el calor y eso ha ocasionado un incremento gradual de las temperaturas de la superficie del planeta —el famoso **efecto de Invernadero**—, lo que podría tener diversas consecuencias, inclusive el descongelamiento de los casquetes polares.

Otra clase de contaminantes tóxicos son los diversos óxidos de nitrógeno. El más peligroso es el óxido nítrico (NO₂). Si en un recinto cerrado existiera la misma concentración de NO₂ que en la punta de un cigarrillo encendido, ese gas sería mortal.

Los óxidos de azufre provocan insuficiencia respiratoria, dolores torácicos y lagrimeo excesivo. En presencia de agua, los gases SO₂ y SO₃ se convierten en H₂SO₃ y H₂SO₄ dos ácidos sumamente corrosivos. Esos ácidos han ocasionado la corrosión de monumentos y otras obras de arte en ciudades muy contaminadas. La lluvia ácida, que contiene estos y otros corrosivos similares, pone en peligro los bosques y otras formas de vida vegetal de las regiones templadas.

Las partículas suspendidas en el aire son molestas pero no ponen en peligro la vida. Es mucho más grave el efecto de la luz solar sobre los contaminantes gaseosos pues así se forman complejos químicos sumamente tóxicos (esmog fotoquímico); por ejemplo, el peroxiacetilnitrato (PAN). El esmog fotoquímico puede ser mortal para los individuos con problemas respiratorios.

Problemas complementarios

- 26.12** En cada nivel de una cadena (pirámide) trófica, la energía no utilizada o no transmitida se desprende como a) materia, b) energía libre. c) calor. d) agua. e) ninguna de las opciones anteriores.
- 26.13** El peso total de los Inuit (esquimales) que subsisten a base de osos polares debe ser a) superior b) igual c) inferior d) independiente del peso total de los osos polares.

- 26.14 La materia tiende a concentrarse conforme avanza a través de una cadena trófica.
a) Verdadero, b) Falso.
- 26.15 El ozono (O₃) es un compuesto tóxico e irritante, pero su presencia en la atmósfera sirve para filtrar las dañinas radiaciones ultravioleta.
a) Verdadero, b) Falso.
- 26.16 Los cambios de constitución de una comunidad ocurridos entre las formas pioneras y las especies maduras de la comunidad clímax se denominan **sucesión**.
a) Verdadero, b) Falso.
- 26.17 El permafrost (la capa de subsuelo congelado) es característico del bioma de las praderas templadas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 26.18 El nicho es un sitio físico del hábitat,
a) Verdadero, b) Falso.
- 26.19 Todos los desiertos son cálidos,
a) Verdadero, b) Falso.
- 26.20 ¿Qué tiene mayor magnitud a) el incremento del número de individuos de una población durante la fase lenta o b) el incremento del número de individuos durante la fase logarítmica (exponencial)?
- 26.21 ¿Qué es mayor a) la concentración de DDT en las algas de un lago o b) la concentración de DDT en las aves que se alimentan de los peces del mismo lago.
- 26.22 ¿Qué es más considerable a) el grado de cuidados paternos de las efímeras o b) el grado de cuidados paternos de los seres humanos?

Respuestas

- | | | | |
|-------|----|-------|------------|
| 26.12 | c) | | |
| 26.13 | c) | 26.16 | a) |
| 26.14 | a) | 26.17 | b); tundra |
| 26.15 | a) | 26.18 | b) |
| | | 26.19 | b) |
| | | 26.20 | b) |
| | | 26.21 | b) |
| | | 26.22 | b) |

Origen de la vida

Es probable que el **cosmos**, integrado por todo aquello que pertenece a la realidad, tuviera su origen hace unos 10 000 a 20 000 millones de años. La región específica del cosmos en la que se encuentra nuestro planeta es el universo denominado **Vía Láctea**. Por **universo** se entiende un conjunto formado por millones de estrellas, aunque el vulgo suele aplicar este nombre al cosmos entero. El Sol es una estrella de medianas dimensiones situada aproximadamente a dos terceras partes de la distancia entre el centro y la periferia de la Vía Láctea. El Sol y sus satélites planetarios constituyen el **sistema solar**. La teoría más aceptada sobre el origen del cosmos establece que éste **surgió** hace muchos millones de años como resultado de una descomunal explosión de materia densamente condensada: teoría del **big bang** o de la gran explosión. (Otra teoría afirma que el cosmos existe desde siempre en una forma muy semejante a la que tiene ahora.) Los vestigios de esa antiquísima explosión se han estudiado mediante poderosos telescopios que hoy día captan la luz emitida hace millones de años por estrellas muy lejanas.

Quizá nuestro sistema solar surgió como una nube giratoria de gases que acabaron por condensarse formando el Sol y los planetas. La Tierra debió iniciar su existencia como una masa gaseosa, pero después de un tiempo se formó un núcleo de metales pesados como el níquel y el plomo. Por encima de ese núcleo hay un **manito** grueso y, finalmente, una **corteza** relativamente delgada que constituye la superficie del planeta. Una teoría postula que en un principio la Tierra era fría, pero que se calentó al generarse colosales fuerzas de compresión durante la sedimentación y la síntesis de los materiales del núcleo. La radiactividad también produjo enormes cantidades de calor. Después de unos 750 millones de años, la Tierra se enfrió lo suficiente para que se formara la actual corteza. Así, puede decirse que vivimos en un planeta relativamente frío.

El universo en el cual vivimos no es el único en el cosmos y se asemeja a otros tipos de universos. Asimismo, el Sol no es un tipo especial de estrella. Tampoco es rara su posición y, en cuanto a dimensiones, cabe decir que es de mediana a pequeña. El planeta Tierra es más grande que Mercurio pero mucho más pequeño que

Júpiter o Saturno. En resumen, la vida ha surgido en circunstancias y en un medio cuyas propiedades ocupan un intervalo intermedio. Sin embargo, las condiciones en la Tierra son ideales para el desarrollo de la vida tal como la conocemos. No es descabellado pensar que tales condiciones también existan en planetas de otros sistemas solares que no podemos observar con facilidad.

Todas las teorías científicas acerca del origen de la vida exigen que la edad de la Tierra sea de varios miles de millones de años. Se tienen pruebas que apoyan esa suposición. Una de las líneas de evidencia se basa en la observación de otros universos y en el estudio de las atmósferas de nuestros planetas vecinos. Otras pruebas se apoyan en la medición de los tipos y proporciones de materiales radiactivos presentes en el universo, sobre todo en nuestro planeta. Por ejemplo, Lord Rutherford creó una técnica llamada del **reloj radiactivo**, la cual permitió saber que la edad de las rocas de la corteza terrestre es por lo menos de 2000 millones de años. Estudios más recientes en los que se midieron dos isótopos del plomo (^{206}Pb y ^{207}Pb) indican que, en promedio, la edad mínima de la corteza es de 3350 millones de años. Todas estas líneas de evidencia se basan en la tasa constante de degradación de los elementos radiactivos en su caída hacia el siguiente elemento de una serie radiactiva. También los océanos han aportado pruebas de la gran antigüedad de la Tierra. Si se divide la salinidad actual de los mares entre la tasa corregida de aportación salina de todos los ríos del planeta, se llega a una cifra que sugiere que los océanos tienen una edad mínima de varios miles de millones de años. Por consiguiente, al menos se tiene claro que la edad del planeta debe medirse en miles de millones de años.

Son dos las principales teorías acerca del origen de la vida. La teoría **creacionista**, basada en gran medida en la narración bíblica del Génesis, afirma que la Tierra no tiene más de 10 000 años de edad, que cada especie fue **creada** por separado durante un breve lapso de actividad divina ocurrido hace unos 6000 años y que cada especie tiende a mantener a través del tiempo su peculiaridad única y bien definida. El **creacionismo científico**, un replanteamiento reciente de la teoría creacionista postulado por un grupo de geólogos e ingenieros

conservadores, fue causa en Estados Unidos de una serie de infructuosas batallas legales provocadas por los fundamentalistas, quienes se empeñaban en que los sistemas escolares laicos estadounidenses incluyeran la teoría creacionista como parte de las clases de biología, en las que por supuesto se enseña el concepto de la evolución.

La otra teoría (evolucionista) afirma que la vida surgió en un punto selecto ubicado en el extremo superior del espectro continuo de ordenamientos cada vez más complejos de la materia. Es decir, que cuando la materia se vuelve suficientemente compleja aparecen las características asociadas con la vida. A pesar de que ésta es una teoría mecanicista, en ella se dio cabida a epifenómenos biológicos como el amor, la conciencia, la moralidad, etc., cualidades que aparecen en las formas biológicas más avanzadas; por ejemplo, el ser humano. Los biólogos se inclinan por un origen natural de la vida.

27.1 LA HIPÓTESIS DE OPARIN

En la teoría mecanicista de la vida se postula que la mejor manera de explicar las complejas reacciones de los seres vivos es recurrir a las propiedades de sus partes componentes, además, se afirma que una ordenada serie de fenómenos de causa y efecto condujo al surgimiento de la vida a partir de conjuntos de sustancias inorgánicas sencillas, las cuales fueron convirtiéndose en macromoléculas orgánicas cada vez más complejas. A. I. Oparin presentó a sus colegas soviéticos en 1924 una clara y rigurosa explicación de cómo pudo haber acontecido esa evolución de la vida a partir del reino abiótico de la química y la física. Para 1936, sus ideas ya habían sido aceptadas en el mundo entero.

La hipótesis de Oparin principia con el origen de la Tierra hace unos 4600 millones de años. Es casi seguro que la atmósfera primitiva era reductora, quizá con altas concentraciones de metano (CH_4), vapor de agua (H_2O), amoníaco (NH_3) y algo de hidrógeno (H_2). Una atmósfera de esa naturaleza debió promover la síntesis química. Conforme la Tierra se enfrió, buena parte del vapor se condensó para formar los mares primitivos. Las turbulencias atmosféricas ocurridas durante el periodo de enfriamiento debieron producir violentas tormentas eléctricas. La energía de los relámpagos, aunada al calor que surgía del interior del planeta y a las radiaciones ultravioleta provenientes del Sol, produjo una variedad de sustancias orgánicas sencillas en la atmósfera, las cuales se acumularon en poco tiempo en los mares primitivos. Puesto que: 1) no había seres vivos que pudieran degradar esas sustancias orgánicas y 2) la atmósfera promotora seguía sintetizando ininterrumpidamente moléculas ricas en energía, los mares debieron acumular esas moléculas hasta que adquirieron las características de una diluida

sopa caliente (metáfora propuesta por J. B. S. Haldane). Los mares debieron recibir una constante aportación de nuevas moléculas orgánicas, ya que en la tierra en enfriamiento debieron ocurrir torrenciales tormentas eléctricas durante muchos miles de años.

La siguiente etapa fue crucial para la hipótesis de Oparin. Las sustancias orgánicas de los mares fueron concentrándose cada vez más, lo que les permitió formar moléculas cada vez más grandes y de mayor complejidad espacial (estructural), es decir, coloides con propiedades especiales de carga eléctrica, capacidad de absorción, posibilidad de replicarse e incluso la capacidad de dividirse al llegar a ciertas dimensiones. Oparin dio el nombre de **coacervados** a esos coloides específicos de gran complejidad organizacional. Los coacervados adquirían forma de gota gracias a que los rodeaba una "jaula" de moléculas de agua perfectamente ordenadas. Por consiguiente, había una clara línea divisoria entre las moléculas de la gota y las del agua circundante. Las propiedades de absorción de los coacervados hacían que estos crecieran, pero en última instancia debió formarse una membrana verdadera en la interfaz coacervado-agua, con lo cual aumentó la permeabilidad selectiva de la pequeña gotita.

La mayor parte del trabajo experimental de Oparin se relacionó con la exploración de las propiedades de los coacervados y su posible participación en la evolución de las primeras células vivas. En opinión de este científico, desde las primeras etapas del desarrollo de la materia viva debió haber síntesis de proteínas a partir de aminoácidos. Dado que las proteínas pueden funcionar como catalizadores, su formación debió ser un mecanismo que promovió el establecimiento de un orden en las reacciones químicas, es decir, el surgimiento de un metabolismo controlado. Desde luego, Oparin no mencionó el probable mecanismo de reproducción de esas complejas organizaciones de moléculas orgánicas, ya que en 1924 aún no se sabía nada acerca de las funciones de los polinucleótidos. Con todo, es claro que la formación de esas moléculas portadoras de información es fundamental para cualquier teoría acerca de la evolución gradual de la vida a partir de **sistemas** abióticos más sencillos.

Stanley Miller dio apoyo experimental a la idea de Oparin de que las condiciones y las moléculas inorgánicas simples de la atmósfera primitiva del planeta tenían realmente la capacidad de combinarse para formar las complejas moléculas orgánicas de los seres vivos. Miller, quien fue discípulo del premio Nobel Harold Urey (University of Chicago), dispuso un aparato de Tesla que producía pequeñas descargas eléctricas en el interior de un sistema cerrado que contenía metano, amoníaco, vapor de agua y un poco de hidrógeno gaseoso. Los resultados de esa estimulación energética de una atmósfera parecida a la de la Tierra primitiva fueron asombrosos. Se formaron diversas moléculas orgánicas entre las que se destacaron cetonas, aldehídos y ácidos, pero lo

más importante de todo fue que se sintetizaron aminoácidos. Dado que las proteínas son indispensables para la estructura y el funcionamiento de las células vivas, la formación de aminoácidos en las condiciones que prevalecieron teóricamente en la atmósfera primitiva del planeta brindó apoyo a la hipótesis de Oparin.

En fecha más reciente, los geólogos efectuaron una revisión de la constitución hipotética de la atmósfera terrestre durante las primeras etapas de formación del planeta. En la actualidad se piensa que otros constituyentes importantes de esa atmósfera debieron ser el monóxido de carbono, el nitrógeno y el dióxido de carbono. Se repitieron los experimentos de Miller y Urey (efectuados en la década de 1950) utilizando la composición revisada de la atmósfera primitiva y de nuevo se obtuvieron moléculas orgánicas. Esto reconfirmó las teorías antiguas acerca de la transformación primordial de moléculas inorgánicas en las moléculas orgánicas de que constan los seres vivos.

Sidney Fox (University of Miami) demostró que la luz ultravioleta puede inducir la condensación de aminoácidos a dipéptidos y, posteriormente, en condiciones de calor **moderado y seco**, también puede polimerizar aminoácidos para generar proteinoides, es decir, polipéptidos cortos que contienen hasta 18 aminoácidos. Los proteinoides exhiben una composición de aminoácidos no aleatoria, lo cual representa un avance respecto a los conglomerados aleatorios. El descubrimiento más interesante de Fox es que el ácido polifosfórico fomenta la producción de esos polímeros, resultado un tanto análogo a la función actual del ATP durante la síntesis de proteínas. Los proteinoides de Fox suelen adoptar una forma esférica específica. Aunque aún se encuentran muy lejos de la estructura viva verdadera, estas diminutas esferas (**microesferas**) manifiestan algunas de las propiedades de las células vivas.

Los primeros trabajos de Fox fueron expandidos por Cyril Ponnampertuma, un químico del Ames Research Center de California. En 1964, Ponnampertuma demostró que durante la polimerización térmica de aminoácidos se forman pequeñas cantidades de guanina; con base en ese resultado, el científico relacionó la síntesis de nucleótidos con la síntesis de polipéptidos. Más adelante informó que el tratamiento prolongado de los gases de una atmósfera reductora con una corriente eléctrica da por resultado la formación de adenina y ribosa.

No todos los biólogos están de acuerdo en que las primeras formas de vida surgieron en los océanos primitivos. Algunos suponen que la vida comenzó en la atmósfera cálida y extremadamente densa que prevaleció hace mucho tiempo. El fundamento de esta hipótesis es la tendencia de los polímeros a disociarse para formar sus monómeros constituyentes cuando están disueltos en agua y abunda el calor o alguna otra forma de energía. En tales condiciones debió promoverse la hidrólisis, mas no la condensación.

Otros han recalcado la importancia de los suelos húmedos (J. B. S. Haldane) y las arcillas (Bernal) como medios estabilizadores que favorecieron a los coacervados previamente formados en los turbulentos océanos. Por consiguiente, hay un defecto en la hipótesis de que la vida pudo surgir en los mares, pues en ellos debió ser muy difícil mantener la integridad estructural y funcional.

La pregunta inevitable ante planteamientos como el de Oparin es: ¿por qué no sigue surgiendo vida a partir de sustancias abióticas?. La **generación espontánea** de la vida fue un concepto rechazado hace mucho tiempo por Louis Pasteur y su refutación fue confirmada en fecha más reciente por los investigadores de los sistemas microbianos, ya que la imposibilidad de la generación espontánea es una de las piedras angulares del procedimiento seguido para distinguir lo vivo de lo no vivo. Sin embargo, las condiciones del planeta hace miles de millones de años eran muy distintas a las que prevalecen actualmente. Es decir, en aquel entonces la atmósfera reductora fomentaba la complejidad. Por el contrario, la atmósfera oxidante actual tiende a degradar las grandes moléculas y las estructuras complejas inestables. Esta atmósfera oxidante promueve la simplificación en vez de incrementar la complejidad.

Otro factor importante es la presencia de formas vivas en todas partes del medio. Debido a su incansable búsqueda de alimento, los organismos devoran con avidez cualquier sustancia con energía disponible. Por consiguiente, las probabilidades de formación de sistemas complejos son muy exiguas ahora que el orbe entero está repleto de seres vivos.

27.2 DEL HETEROTROFISMO AL AUTOTROFISMO

Oparin estaba muy consciente de que los primeros seres vivieron en un ambiente con abundancia de moléculas orgánicas ricas en energía y que podían ser utilizadas como alimento. Esa ingestión de combustibles orgánicos preformados representa el hábito denominado **heterotrofismo**. Sin embargo, en ciertas localidades, la intensa competencia por los recursos nutritivos entre los individuos de poblaciones cada vez mayores debió generar insuficiencias muy agudas. Sea *A* uno de esos nutrientes escasos. Si en determinadas circunstancias apareció un mutante capaz de sintetizar la sustancia *A* a partir de un nutriente *B*, ese organismo debió sobrevivir más fácilmente que sus competidores inadaptados, los cuales se habrán extinguido por la falta de *A*. Conforme se fue agotando el recurso *B*, cualquier organismo que pudiera sintetizar *B* a partir de *C* debió tener mayores probabilidades de supervivencia. Así los organismos debieron tender sucesivamente hacia la adquisición de sistemas enzimáticos cada vez más complejos y que les permitieran sintetizar los nutrientes más críticos a partir de sustancias

sencillas, es decir, adquirieron el hábito nutricional llamado **autotrofilismo**. Según N.H. Horowitz, los organismos que vivían en regiones donde los nutrientes eran escasos no tardaron en adquirir, por evolución, largas cadenas de reacciones enzimáticas que los libraron de su dependencia de las sustancias orgánicas presentes en la "sopa" primitiva. La evolución del autotrofilismo como uno de los progresos más significativos durante las primeras etapas de desarrollo de la vida fue aunada a las primeras aportaciones teóricas de Oparin y así nació la actual **teoría de Oparin-Horowitz**.

27.3 ORIGEN DE LAS CÉLULAS

Los coacervados complejos pueden mantener su estructura a pesar de que se encuentran en un medio líquido

amorfo. Por otra parte, **a** través de las fronteras del coacervado hay intercambio de sustancias con el medio. Aunque tales límites parecen estar constituidos por moléculas de agua orientadas y otras sustancias inorgánicas sencillas, sus propiedades son semejantes a las características de permeabilidad observadas en las células y no sería remoto que fueran la estructura antecesora de la membrana de las primeras células procarióticas. La complejidad cada vez mayor de las sustancias orgánicas del interior del coacervado dependía de la "política exterior" de éste, la que **a** su vez era dictada por la membrana externa. Por su parte, la membrana iba aumentando su complejidad conforme llegaban a su superficie las sustancias previamente introducidas en la célula.

Aunque la evolución de las primeras células es fundamental para probar una hipótesis mecanicista del origen de la vida, a muchos biólogos también los intriga la transición entre las células procarióticas y eucarióticas.

Problemas resueltos

27.1 ¿Las dos variantes del creacionismo y la teoría de la lenta evolución de una mayor complejidad cubren todas las posibilidades en cuanto al origen de la vida?

No, existen otras posibilidades. Algunos biólogos, tanto del pasado como del presente, prefieren creer que la vida ha existido desde siempre en otras partes del universo y que las primeras formas de vida llegaron a la Tierra provenientes de algún remoto rincón del universo en forma de esporas o semillas de algún tipo (J. B. S. Haldane). En esta hipótesis no se reconoce la necesidad de postular un origen de la vida, lo que quizá se relaciona con la creencia de que el cosmos no tiene principio ni fin.

Una variante de la teoría mecanicista de Oparin señala que la vida surgió a partir de sustancias químicas simples, pero que no en todos los casos los pasos intermedios fueron reacciones químicas ordinarias. Se plantea la posibilidad de que ocurriera por una sola vez un fenómeno clave, sumamente improbable, pero que fue crucial para el surgimiento definitivo de la materia viva. Con todo, esta hipótesis no se aparta de la explicación natural ya que, dadas las sustancias necesarias y el tiempo suficiente, llegan a ocurrir hasta los fenómenos químicos más improbables.

27.2 ¿Por qué cree el lector que la comunidad científica de Estados Unidos se opuso a la impartición igualitaria del creacionismo y la teoría de la evolución en las clases de ciencias naturales?

Toda cátedra de ciencias naturales debe regirse exclusivamente por los procesos válidos para la investigación científica. El creacionismo, incluso el creacionismo científico, no es una teoría científica a la que se llegó a través del estudio de pruebas verificables. Por el contrario, de la manera más anticientífica, está motivado por la aceptación *a priori* de lo consignado en la Biblia y se basa en las diversas interpretaciones de ella. Esto quiere decir que el creacionismo funciona sobre bases que no están regidas por los principios fundamentales de la ciencia y, por tanto, los científicos no pueden aceptarlo como un tema legítimo y científicamente comprobable. Con ello no se pretende negar la posible participación de un creador sobrenatural; sólo se trata de demostrar lo **inadecuado** de la hipótesis creacionista dentro del marco de referencia científico.

Otro problema son los conflictos emocionales que surgirían en las aulas de clase si ahí se presentara también el creacionismo. No es raro que en un debate con científicos los creacionistas resulten vencedores, mas su éxito se debe a que se amparan detrás délo que se considera moralmente correcto y de lo que uno **debiera** pensar. Estos recursos retóricos pueden menoscabar la clara distinción de la realidad que se busca a través de la ciencia. Es inaceptable encadenar el conocimiento científico a viejas creencias basadas en moralismos o en interpretaciones religiosas. Si bien es justo dedicar parte de nuestro tiempo a los principios éticos e incluso a los puntos de vista teológicos, desde luego ese tiempo no es el que debe dedicarse al estudio de las ciencias naturales. Si se introdujera el concepto del

creacionismo en una exposición netamente biológica, no sería raro que en la mente de los jóvenes se confundieran las funciones tan distintas de la ciencia y la religión por cuanto se refiere a la búsqueda de la verdad a través de la realidad.

Ahora bien, en un tono un poco más beligerante, muchos biólogos protestan contra las tácticas empleadas por quienes postulan el creacionismo científico. Casi todos los miembros de la nueva generación de creacionistas son geólogos, ingenieros y físicos. Son pocos los biólogos. Por consiguiente, suelen distorsionar en su favor la inevitable cualidad tentativa de todas las teorías científicas; específicamente, los creacionistas consideran que la evolución no es un proceso válido por la simple y sencilla razón de que es una teoría. Algunos científicos se sienten ofendidos por esas argumentaciones falaces. Y volveremos a insistir: casi todos los creacionistas científicos fueron educados como fundamentalistas, de modo que sus ideas surgen de la creencia absoluta en una interpretación literal de la Biblia y no del análisis de pruebas concretas. La cara positiva de este conflicto es que el desafío intelectual y legal de los creacionistas obligó a los biólogos a reevaluar el concepto de la evolución, de las fuerzas de selección natural y de los diversos patrones que surgen conforme los organismos cambian para adaptarse a su medio inestable.

- 27.3** Para que hubiera formación de moléculas orgánicas a partir de las sustancias químicas presentes en la atmósfera primitiva de la Tierra fue indispensable la presencia de fuentes de alta energía. ¿Cuáles fueron algunas de esas probables fuentes energéticas?

En aquellas épocas debió abundar la energía eléctrica debido a las frecuentes tormentas de relámpagos ocurridas durante las primeras fases de la historia del planeta. Los numerosos volcanes activos también eran una fuente de energía térmica. Asimismo, en aquel entonces abundaba la energía radiactiva. Por último, la ausencia de una capa de ozono debió permitir el paso irrestricto de las radiaciones ultravioleta.

- 27.4** Dadas las características de los coacervados, etc., ¿cuáles debieron ser las características de las primeras células?

Antes que nada, debe señalarse que hay enormes diferencias entre los coacervados, las microesférulas y otros conjuntos coloidales complejos por un lado y las células vivas por el otro. Oparin demostró que un coacervado puede absorber sustancias selectivamente e incluso dividirse después de alcanzar ciertas dimensiones, pero ni siquiera esas capacidades se aproximan a las observadas en la más primitiva de las células vivas. Sigue habiendo una gran brecha entre esas células y los complejos coloidales.

Es probable que las primeras células fueran como las bacterias actuales: una membrana

delimitante cubierta por una pared celular y rellena por un "citoplasma" con muy pocos organelos. Su metabolismo era anaeróbico y sus hábitos alimenticios heterotróficos. El hábito heterotrófico debió ser sustituido paulatinamente, conforme fue desarrollándose la capacidad autótrofa: algunas de esas primeras células (**quimiosintéticas**) eran capaces de sintetizar moléculas orgánicas ricas en energía utilizando la energía almacenada en los enlaces de moléculas inorgánicas simples. Sin embargo, otras (**fotosintéticas**) acabaron por generalizarse mucho más debido a que podían capturar la energía del Sol y producir moléculas orgánicas ricas en energía a partir de compuestos de hidrógeno (H_2S , H_2O) y CO_2 .

- 27.5** ¿Puede decirse que los virus están vivos?

En términos de la definición presentada en el capítulo 3, los virus no están vivos. Son complejas asociaciones de dos tipos de macromoléculas —proteínas y ácidos nucleicos—, pero no se autorregulan ni pueden realizar funciones metabólicas. Quizá lo más importante sea su incapacidad para reproducirse en forma independiente. Es posible cristalizarlos y mantenerlos en estado inerte durante largo tiempo dentro de tubos de ensayo. La capacidad más extraordinaria de los virus es su capacidad para obligar a las células vivas a sintetizar los nuevos materiales virales después de haberles inyectado a éstas el ácido nucleico viral. Literalmente, el material genético del virus hace prisionera a la maquinaria celular de síntesis de proteínas y la obliga a traducir la información viral. La célula esclavizada también produce los ácidos nucleicos necesarios para la replicación del virus.

Hace tiempo se pensaba que los virus eran los peldaños de la escalera que condujo hacia una complejidad cada vez mayor de las macromoléculas, que finalmente se convirtieron en células hechas y derechos. En la actualidad la mayoría de los virólogos opinan que los virus son restos degenerados de formas más complejas, incluso de células que alguna vez estuvieron vivas.

Existen formas semejantes a los seres vivos que son todavía más sencillas que los virus. En 1971, un científico del U.S. Department of Agriculture demostró que las infecciones de las plantas de papa provienen de pequeños fragmentos de RNA circular sin cubierta proteínica. Poco después se descubrió que estos pequeños fragmentos de RNA desnudo —denominados **viroides** por su descubridor, T. O. Diener— son causa de una variedad de enfermedades de las plantas fanerógamas. A pesar de que los viroides son patógenos (causan enfermedad) no destruyen las células a las que parasitan. Hasta ahora se desconocen los mecanismos que les permiten entrar a las células y sojuzgar el aparato de síntesis de polinucleótidos de éstas.

Varias enfermedades neurológicas, por ejemplo la **virosis neurotóxica ovina** (*scrapie*), se deben a que las neuronas del sistema nervioso central son invadidas por una proteína autorreplicante

denominada **prión**. Se han aislado diversos priones a partir de tejidos enfermos, pero hasta la fecha se

desconocen sus mecanismos de acción y sus estrategias reproductivas.

Problemas complementarios

- 27.6** Los descubrimientos astronómicos más recientes sugieren que la atmósfera primitiva de la Tierra pudo contener a) CO₂. b) CO. c) nitrógeno. d) todas las opciones anteriores, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 27.7** Los coacervados a) poseen estructura estable. b) exhiben permeabilidad selectiva, c) son coloides complejos, d) pueden dividirse, e) todas las opciones anteriores.
- 27.8** La principal diferencia entre la atmósfera actual y la de la Tierra primitiva es que la del presente contiene a) CO₂. b) nitrógeno, c) oxígeno, d) helio, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 27.9** La mayoría de los biólogos opinan que los primeros organismos fueron a) heterotróficos. b) autotróficos, c) eucarióticos. d) todas las opciones anteriores, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 27.10** Casi todos los geólogos coinciden en que la edad de la Tierra es de unos 4600 millones de años. a) Verdadero, b) Falso.
- 27.11** La mayor parte de los seres vivos habitan en el manto de la Tierra. a) Verdadero, b) Falso.
- 27.12** Es muy probable que las bases nucleotídicas se formaran por condensación de HCN. a) Verdadero, b) Falso.
- 27.13** Louis Pasteur demostró que en las condiciones que prevalecen actualmente no puede haber generación espontánea. a) Verdadero, b) Falso.
- 27.14** Sidney Fox demostró que los primeros organismos debieron ser heterotróficos. a) Verdadero, b) Falso.
- 27.15** Los fósiles más antiguos que se conocen hasta la fecha tienen una edad aproximada de 3500 millones de años. a) Verdadero, b) Falso.
- 27.16** Una de las universalidades del código genético sugiere que todos los organismos tuvieron un origen común. a) Verdadero, b) Falso.
- 27.17** A mediados de la década de 1930, Wendell Stanley aisló y cristalizó el virus del mosaico del tabaco. Al inyectar los cristales a plantas de tabaco éstas con trajeron la enfermedad de Inmediato. Lo anterior sugiere que los virus no son a) de índole orgánica. b) seres vivos, c) el agente causal del mosaico del tabaco, d) de índole proteínica. e) ninguna de las opciones anteriores.
- 27.18** La cubierta proteínica de los virus recibe el nombre de a) cápside. b) pared celular, c) membrana celular, d) centrosoma. e) partícula lisogénica.

Respuestas

- | | | | | | | | |
|------|----|-------|-------------------------|-------|------------------|-------|----|
| 27.6 | d) | 27.10 | a) | 27.13 | a) | 27.16 | a) |
| 27.7 | e) | 27.11 | b); viven en la corteza | 27.14 | b); fue Horowitz | 27.17 | b) |
| 27.8 | c) | 27.12 | a) | 27.15 | a) | 27.18 | a) |

Reino Monera

El reino **Monera** está integrado por los organismos procariontarios unicelulares. Todos ellos son bacterias que poseen ribosomas y una cadena circular de DNA que hace las veces de cromosoma, pero en general carecen de organelos delimitados por membranas; por ejemplo, mitocondrias, lisosomas, peroxisomas, retículo endoplásmico y núcleo verdadero. Se dividen por fisión binaria en vez de hacerlo por mitosis, pero pueden tener recombinación genética. Se han descubierto fósiles de moneras en estratos rocosos que datan de hace 3500 millones de años. El reino Monera se divide en dos subreinos muy extensos: **Archaeobacteria** y **Eubacteria**. Las eubacterias son las moneras más comunes y de evolución más reciente.

28.1 ARQUEBACTERIAS Y EUBACTERIAS

Como su nombre lo indica (*archae* significa "antiguo"), las arqueobacterias son probablemente las células vivas más antiguas que se conocen. Sus paredes celulares carecen de una sustancia —peptidoglucano— que sí está presente en las paredes de todas las eubacterias. Los lípidos de su membrana plasmática están ramificados, a diferencia no sólo de los de otras bacterias, sino también de los de otros organismos. Es factible que esa constitución tan peculiar de los lípidos de las arqueobacterias se relacione con los medios extremos a los que se han adaptado. Las formas fototróficas utilizan el pigmento **bacteriorrodopsina** en vez de la **bacterioclorofila** (clorofila a) empleada por las eubacterias.

En el nivel molecular, su RNA de transferencia y su RNA ribosomal poseen secuencias nucleotídicas únicas, aunque desde el punto de vista estructural tienen más semejanza con los RNA de los eucariotes que con los de las eubacterias. Con base en esas diferencias moleculares fundamentales, así como en las discrepancias químicas de sus organelos primitivos, algunos microbiólogos

afirman que las arqueobacterias deberían ser situadas en un reino aparte.

Todas las arqueobacterias viven en ambientes tan extremos que en ellos no puede sobrevivir ningún otro tipo de bacterias. Se ha sugerido que estas primitivas moneras evolucionaron en una época en que estos ambientes extremos eran condiciones muy comunes en la biosfera, de modo que lo único que han hecho es apearse a su esquema de adaptaciones originales. Un grupo llamado de las **metanógenas** habita en ciénagas y pantanos, donde produce metano a través de vías de quimiosíntesis anaeróbica. Es probable que esas vías hayan tenido valor adaptativo en la atmósfera reductora de la Tierra primitiva. Las arqueobacterias **halofílicas** (afines a la sal) viven en regiones de gran salinidad. Estos organismos abundan en el mar Muerto de Israel y utilizan los enormes gradientes salinos de su medio para generar intermediarios de alta energía como el ATP u otros trinucleótidos similares. Un grupo de **termoacidófilas** ha encontrado su nicho en los manantiales térmicos y los respiraderos volcánicos. Los respiraderos azufrosos del Yellowstone National Park están densamente poblados por esas arqueobacterias, las cuales prosperan en condiciones de alta temperatura y pH bajo.

Las características de las eubacterias abarcan una amplísima gama, de modo que su clasificación todavía es muy imperfecta. Entre los principales grupos identificados están las bacterias purpúreas y verdes; ambos tipos son fotosintéticos, mas se diferencian de las otras bacterias en cuanto a las vías que utilizan para ese proceso y al uso de H₂S en vez de H₂O como fuente de equivalentes reductores. Las cianobacterias realizan la fotosíntesis de una manera similar a la de las plantas superiores. El reino también está integrado por una variedad de formas heterotróficas. Las bacterias que se colorean con la técnica de Gram (grampositivas) pertenecen a un grupo aparte, en tanto que las **espiroquetas**, que tienen forma de tirabuzón y entre las cuales está el agente causal de la sífilis, se caracterizan en parte porque no se colorean con

la técnica de Gram (gramnegativas). A diferencia de las arqueobacterias, ciertas eubacterias presentan un flagelo, aunque éste tiene una estructura distinta a la de los flagelos de las células eucarióticas.

BACTERIAS Y CIANOBACTERIAS

Hace tiempo las moneras eran divididas en bacterias y algas verdeazules. Sin embargo, en la actualidad se considera que las algas verdeazules son en realidad bacterias y de modo que han sido clasificadas dentro del grupo Eubacteria con la categoría de división: Cyanobacteria. El nombre antiguo de las cianobacterias se debió a la semejanza de su proceso fotosintético con el de las algas e incluso con el de las metafitas (plantas pluricelulares). Dichas plantas contienen clorofila a y rompen las moléculas de agua para producir oxígeno. Las cianofitas marinas son una importante fuente de oxígeno atmosférico. Sin embargo, otras características de las cianobacterias, sobre todo las descubiertas mediante el uso de sondas moleculares, han indicado que éstas son más afines a las eubacterias.

Puesto que sintetizan su propio alimento, las cianobacterias son cosmopolitas y quizá en la Tierra primitiva eran las poblaciones pioneras en la colonización de terrenos difíciles. Aparte de los matices azul y verde relacionados generalmente con ellas, las colonias de cianobacterias presentan otros colores. Sus proliferaciones explosivas confieren una coloración especial a los grandes cuerpos de agua.

LAS BACTERIAS MÁS PEQUEÑAS

Hace tiempo las **rickettsias**, que son más pequeñas que las diminutas células bacterianas, fueron clasificadas en una categoría aparte. No obstante, en la actualidad la mayoría de los microbiólogos opinan que se trata en realidad de bacterias a pesar de que no son mayores que un virus. Las rickettsias poseen estructura celular y sintetizan sus proteínas. La fiebre manchada de las Rocosas es una enfermedad ocasionada por rickettsias transmitidas por una garrapata.

Los **clamidios** son otro grupo de diminutos organismos que también son celulares y, por tanto, se clasifican como bacterias. Al igual que las rickettsias, los clamidios contienen DNA y RNA (un sistema completo de codificación, transcripción y traducción de información molecular), pueden reproducirse en forma independiente, exhiben organización organelar por lo menos al nivel del ribosoma y sintetizan los sistemas enzimáticos acoplados que permiten el establecimiento de vías metabólicas. Ciertas formas de clamidios provocan infecciones crónicas del aparato reproductor femenino.

Las bacterias más pequeñas que se conocen son los **micoplasmas**, grupo único entre las moneras debido

a que sus representantes no cuentan en absoluto con una pared celular.

MORFOLOGÍA BACTERIANA

En general, las bacterias tienen una de tres formas: esférica, bacilar o espiral. Los **cocos** son bacterias perfectamente esféricas o en forma de huevo. Muchas eubacterias tienen esa forma; por ejemplo, los neumococos (agentes causales de la neumonía bacteriana) y *Streptococcus* (causa del mal de garganta y las complicaciones de la fiebre reumática). Las bacterias en forma de barra o bastón se denominan **bacilos**. Las bacterias que tienen forma de cortos filamentos helicoidales se denominan espirilos. El agente causal de la sífilis, *Tréponema pallidum*, es una delicada monera espiral perteneciente al grupo de las espiroquetas.

Cada uno de los grupos morfológicos presenta un mecanismo particular de división celular. En el caso de los neumococos las dos células hijas permanecen unidas formando un par llamado diplococo; en otros cocos llegan a observarse largas cadenas de células resultantes de una serie de divisiones. Los bacilos y espirilos suelen separarse después de cada división.

28.2 LA IMPORTANCIA Y EL ORIGEN DE LOS ORGANELOS

Desde principios del siglo xx los biólogos advirtieron que hay semejanza entre diversos organelos delimitados por membranas y ciertas bacterias. En particular, una de las similitudes más notorias es la que hay entre los cloroplastos y las cianobacterias cargadas de clorofila. Asimismo, muchos biólogos notaron el parecido que hay entre las mitocondrias y otras bacterias de vida libre. El hecho de que los cloroplastos y las mitocondrias posean su propio DNA y puedan dividirse en forma independiente del resto de la célula apoya la hipótesis de que estos y otros organelos fueron otrora bacterias independientes que invadieron a las células primitivas y llegaron a establecer una relación permanente con ellas. Se piensa que los invasores fueron simbioses a los que beneficiaba el medio protegido del interior celular y que a su vez brindaban al hospedero capacidades y talentos de los que éste carecía. Esto significa que los cloroplastos bien pudieron ser cianobacterias que confirieron propiedades fotosintéticas a las células que empezaron a darles alojamiento. Otras moneras, sobre todo las de muy escasas dimensiones, pudieron dar origen de modo similar a otros organelos característicos de la célula eucariótica.

Lynn Margulis, de la Boston University, ha recabado un impresionante número de pruebas a favor de esta teoría acerca del origen de los organelos llamada

hipótesis endosimbiótica. La teoría ha sido aceptada ya por muchos citólogos y ha dado origen a un buen número de trabajos experimentales encaminados a confirmarla o rechazarla.

28.3 BACTERIAS, LA ECÓSFERA Y LAS INTERACCIONES HUMANAS

Las bacterias son los principales desintegradores de casi todos los ecosistemas. No sólo degradan los restos muertos de organismos mucho más grandes, sino además liberan las moléculas y los átomos constituyentes de estos para dejarlos a disposición de otros miembros de la comunidad.

EJEMPLO 1 Un elefante que yace muerto en las sabanas africanas es un enorme depósito de carbono, nitrógeno, fósforo y otros elementos. La acción bacteriana no sólo desintegra los grandes fragmentos de carne y hueso, sino además libera el carbono, el nitrógeno y el fósforo en forma de CO_2 , NH_3 , N_2 y diversos compuestos de fósforo utilizables por otros organismos. Esta degradación bacteriana (a la cual contribuyen los hongos) es uno de los pasos importantes de los ciclos naturales del carbono, el nitrógeno y el fósforo.

En capítulos anteriores se estudiaron las funciones de fijación de nitrógeno atmosférico de ciertas bacterias, algunas de las cuales viven en nódulos de las raíces y otras habitan libremente en el suelo. De no ser por ese proceso se agotarían los vitales fertilizantes del suelo y eso entorpecería o impediría por completo el desarrollo normal de las plantas.

La capacidad fotosintética de la mayor parte de las cianobacterias las convierte en excelentes productores primarios de los ecosistemas dulceacuáticos, pero sobre todo de los marinos. Es muy probable que ellas sean los principales protagonistas de la revolución del oxígeno que confirió a la biosfera propiedades de aerobiosis hace unos 2800 millones de años.

Existen diversos tipos de fermentación bacteriana que son muy útiles para el ser humano. El alcohol, el ácido acético (vinagre) y la acetona son sólo algunos de los productos elaborados por bacterias. Asimismo, mediante el uso de bacterias se refinan algunas fibras, se curten cueros y se preparan textiles. Además, gracias a las bacterias podemos disfrutar de productos lácteos como el queso y el yogurt. La bacteria *Escherichia coli* es el principal instrumento vivo de la biología molecular. Por otra parte, la ingeniería genética ha permitido a los científicos insertar genes humanos en ciertas bacterias. Esas bacterias se multiplican y al hacerlo clonifican el gen insertado, de modo que pueden sintetizar grandes cantidades de proteínas tan importantes como la insulina, el interferón y la hormona del crecimiento.

Aunque la mayor parte de las bacterias mejoran la calidad de la vida en los ecosistemas y las comunidades humanas, otros representantes de este grupo constituyen un aspecto negativo al funcionar como agentes causales de muchas enfermedades. Los trastornos de origen bacteriano van desde la lepra y la tuberculosis hasta la fiebre tifoidea y la neumonía bacteriana. Al mismo tiempo, otras bacterias son fuente de diversos antibióticos que se utilizan para combatir las infecciones bacterianas.

El científico francés Louis Pasteur propuso, en las postrimerías del siglo xix, la idea de que las bacterias son causa de muchas enfermedades, planteamiento denominado **teoría microbiana (bacteriana) de las enfermedades**. Este notable avance fue rechazado inicialmente, pero el médico alemán Robert Koch reconoció su importancia y empezó a investigar diversas enfermedades cuya causa pudiera ser bacteriana; por ejemplo el carbunco y posteriormente la tuberculosis. Con el fin de poder realizar sus investigaciones, Koch redactó una lista de normas de criterio que le permitieran señalar a una bacteria determinada (u otro microorganismo) como agente causal de cada enfermedad en cuestión. Este conjunto de normas se hizo famoso con el nombre de **postulados de Koch**. Helos aquí tal como los planteó el científico:

1. El microorganismo en cuestión siempre debe estar presente en los hospederos enfermos.
2. Dicho microorganismo debe ser aislado a partir de muestras tomadas del enfermo y ser cultivado en condiciones de laboratorio (in vitro) en forma pura y no contaminada.
3. La inyección de muestras del cultivo puro a hospederos sanos, pero vulnerables a la enfermedad, debe producir la infección.
4. Las muestras tomadas de esos nuevos Hospederos, portadores ahora de la enfermedad, deben producir de nuevo cultivos puros del microorganismo en cuestión. Mediante un minucioso estudio debe determinarse que los cultivos puros obtenidos a partir de esos hospederos secundarios sean idénticos a los cultivos puros originales.

Mediante la acuciosa aplicación de este protocolo, los microbiólogos han logrado establecer una larga lista de enfermedades humanas causadas por bacterias.

Los cambios patológicos asociados con las invasiones bacterianas pueden ser causados por interferencia directa del funcionamiento tisular, por producción de **exotoxinas** (toxinas liberadas por las bacterias vivas) o por producción de **endotoxinas** (toxinas liberadas después de la muerte y la degradación de los invasores). En algunos casos, las lesiones ocasionadas por el invasor se deben a una respuesta inmune demasiado prolongada y que se traduce en un choque o inicia una respuesta autoinmune.

Problemas resueltos

- 28.1 Enumere las diferencias entre las arqueobacterias y las eubacterias.

	Arqueobacterias	Eubacterias
Pared celular	Carecen de peptidoglucanos	Contienen peptidoglucanos
Lípidos de la membrana plasmática	Ramificados en forma única	De cadena recta
Pigmento fotosintético	Bacteriorrodopsina	Bacterioclorofila
Ribosomas	Semejantes a los de los eucariotes	Distintos de los de los eucariotes
Ragelos	Ausentes	Presentes (a menudo)
Hábitat	En general extremos	En general moderados

- 28.2 Es muy común que los bacilos produzcan **esporas**. La espora surge dentro de la célula bacteriana en forma de una **endospora** forrada por una cubierta impenetrable y duradera. Esta endospora contiene suficiente material de la célula madre para lograr sobrevivir y convertirse posteriormente en una nueva bacteria. Con base en esto, ¿qué función tienen las esporas?

La endospora es mucho más resistente que la célula madre y por consiguiente representa una estrategia de supervivencia de la línea celular cuando surgen condiciones adversas. Las esporas pueden permanecer muchos años en latencia y son muy resistentes al calor y al frío, a los ataques químicos y a la deshidratación. Es claro que la formación de esporas aumenta la potencialidad reproductiva de las especies bacterianas. En términos de la amenaza que las bacterias representan para las poblaciones humanas, la formación de esporas incrementa la infectividad, la virulencia y la persistencia parasítica de esos microbios. Las esporas resisten tratamientos tan extremos como la exposición a vapor caliente o a desinfectantes poderosos.

- 28.3 En opinión del lector, ¿cuáles características de la estructura y el funcionamiento celulares apoyan a la teoría endosimbótica de Lynn Margulis?

Una serie de pruebas se relaciona con la índole procariótica de muchos organelos celulares. Dichos organelos contienen su propia información genética, por lo menos en el caso de los corpúsculos basales, las mitocondrias y los cloroplastos, que además tienen dimensiones bacterianas y presentan ribosomas dedicados a la síntesis proteínica organelar. Por otra parte, la ausencia de membrana nuclear y de nucleosomas, la presencia de DNA desnudo en los organelos también coinciden con las características procarióticas.

Otro conjunto de pruebas son los casos actuales en que unas bacterias invasoras de células

eucarióticas "tomaron la decisión" de establecerse de modo permanente dentro de éstas últimas. Margulis ha investigado muchos ejemplos, pero el más notable es el de las bacterias digestores de celulosa que viven dentro de los protozoarios simbióticos del aparato digestivo de las termitas xilófagas.

En el caso del cloroplasto, las semejanzas entre las clorofilas de ese organelo y la clorofila de las cianobacterias brindan apoyo a la hipótesis de que las cianobacterias son los ancestros de los cloroplastos. En cuanto a las mitocondrias, la membrana interna que envuelve a la matriz es semejante, por su estructura y su funcionamiento, a la membrana plasmática de las bacterias.

A pesar de que la hipótesis endosimbótica es muy atractiva y ha estimulado el ordenamiento de protocolos experimentales, aún está lejos de ser universalmente aceptada. Es innegable que las invasiones bacterianas no pueden dar cuenta fácilmente de la formación de la membrana nuclear y la presencia del retículo endoplásmico. Asimismo, con todo y que muchas bacterias poseen flagelos como estructuras locomotoras, en casi todos los casos la estructura de esos flagelos es completamente distinta a la observada en sus homólogos eucarióticos: su corpúsculo basal es mucho más pequeño, no se observa la disposición microtubular 9 + 2 típica de los eucariotes y lo más importante, este flagelo gira en vez de ondular como el eucariótico.

- 28.4 Quizá los postulados de Koch para demostrar que un microorganismo determinado es causa de cierta enfermedad le parezcan al lector demasiado elaborados y redundantes. Justifique cada uno de los cuatro pasos del proceso.

Como se señala en el paso 1, si se detecta un caso de cierta enfermedad y no es posible aislar de las muestras el agente microbiano sospechoso, cabe decir que ese microorganismo no es el agente causal. Mediante el aislamiento y la identificación del organismo sospechoso, el paso 2 permite garantizar

que ese microbio es la única variable que pueda inducir la Infección en el animal de prueba del siguiente paso. Con el paso 3 se establece la relación empírica entre el microorganismo y la enfermedad. Durante el paso 4 se realiza una nueva verificación con el objeto de asegurarse de que no se introdujo accidentalmente otro organismo durante

las pruebas. Este hincapié en la identificación del microorganismo en cada uno de los pasos del proceso es análogo a lo que sucede en cualquier situación forense, en la cual se exige que las evidencias sean trasladadas **Intactas** y cuidadosamente custodiadas desde la escena del crimen hasta el tribunal.

Problemas complementarios

- 28.5** Todas las moneras a) son bacterias. b) carecen de retículo endoplásmico. c) contienen DNA y RNA. O) presentan una larga cadena circular de DNA que no está rodeada por una membrana nuclear, e) todas las opciones anteriores.
- 28.6** Los antibióticos bloquean las reacciones metabólicas de las bacterias, de modo que éstas dejan de crecer y de multiplicarse. ¿Cuál de las siguientes sustancias *no* es un antibiótico? a) penicilina, b) estreptomycin, c) automicina. d) citocromo c. e) tetraciclina.
- 28.7** Muchos antibióticos se obtienen de bacterias, sobre todo las del grupo de los *Actinomycetes*, que al proliferar forman cadenas ramificantes. No obstante, la penicilina se obtiene de un a) moho, b) nematelminto. c) protozoario. d) vegetal fanerógamo, β) ninguna de las opciones anteriores.
- 28.8** Las bacterias pueden ser a) organismos de vida libre, b) saprofitas, c) parásitos, d) fijadoras de nitrógeno, e) todas las opciones anteriores.
- 28.9** Hace poco se descubrió que ciertas bacterias acumulan en su interior cerca de 20 gránulos de pirita (Fe_3O_4). Esto les permite orientarse respecto a a) la fuerza de gravedad, b) un campo magnético, c) una corriente de agua, d) todas las opciones anteriores, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 28.10** ¿Cuáles son más grandes a) los micoplasmas o b) las cianobacterias?
- 28.11** ¿Cuáles son más complejos a) los virus o b) las bacterias?
- 28.12** ¿Cuáles tienen el mayor potencial reproductivo a) las bacterias o b) los seres humanos?
- 28.13** Los anaerobios estrictos mueren al exponerlos al oxígeno molecular. a) Verdadero, b) Falso.
- 28.14** Los anaerobios facultativos pueden vivir con o sin oxígeno. a) Verdadero, b) Falso.
- 28.15** Las metanógenas son algunas de las moneras de más reciente evolución. a) Verdadero, b) Falso.
- 28.16** El citoplasma de todas las moneras está profusamente dividido en compartimientos por una membrana. a) Verdadero, b) Falso.
- 28.17** Si el intervalo de generación de una bacteria es de 20 min, en un lapso de 2 h habrá un total de 64 bacterias. a) Verdadero, b) Falso.
- 28.18** Ciertas bacterias entéricas (que viven en el intestino) como *E. coli* pueden servir como indicadores de contaminación fecal de piscinas o lagos. a) Verdadero, b) Falso.
- 28.19** Todas las bacterias son heterotróficas. a) Verdadero, b) Falso.
- 28.20** En cierto sentido, las bacterias patógenas que matan a sus hospederos son parásitos con menos éxito que las que provocan enfermedades no mortales. a) Verdadero, b) Falso.

Respuestas

- | | | | |
|---------|----------|----------|----------|
| 28.5 e) | 28.9 b) | 28.13 a) | 28.17 a) |
| 28.6 d) | 28.10 b) | 28.14 a) | 28.18 a) |
| 28.7 a) | 28.11 b) | 28.15 b) | 28.19 b) |
| 28.8 e) | 28.12 a) | 28.16 b) | 28.20 a) |

El reino Protista

El reino **Protista** está formado por todas las especies unicelulares eucarióticas. Algunos de sus representantes son animaloides (**protozoarios**), otros son vegetaloides (**protistas algéceos**) y otros más presentan las características de los hongos. Hay taxónomos que incluyen en este reino a las formas coloniales y las formas pluricelulares simples, criterio que se basa en el hecho de que estos organismos se parecen más a los protistas que a cualquiera de los otros tres reinos pluricelulares. En ese caso, el reino se denomina **Protoctista**. En la presente obra usaremos el nombre **Protista**, que es más común.

No en todos los casos las divisiones del reino se basan en las relaciones evolutivas, sino que algunas están cimentadas de un modo más práctico en características funcionales. Como sucede con las moneras, la taxonomía de estos grupos está en constante cambio y no es raro encontrar diferentes sistemas de clasificación en los textos de biología.

Los protistas tuvieron su origen hace unos 1600 millones de años. Se trata de organismos sumamente complejos; sus células exhiben mayor diversidad que la observada incluso entre las células de los reinos pluricelulares. Su filogenia también es muy compleja y hasta el momento se ignora mucho al respecto. Se cree que de ellos se derivaron los hongos, las plantas superiores y los animales pluricelulares aunque, por supuesto, los ancestros de estas formas modernas debieron ser protistas muy distintos a los que representan hoy día al grupo.

29.1 PROTOZOARIOS

Los protozoarios son organismos heterotróficos que viven en todos los hábitat importantes. Algunos son de vida libre, pero otros viven como parásitos internos de animales. Incluso hay algunos que establecen relaciones simbióticas de comensalismo y mutualismo. Los protozoarios parásitos son causa de algunas de las enfermedades humanas más comunes y debilitantes.

En general se reproducen por medios asexuales, aunque también recurren a complejos mecanismos sexuales. Los protozoarios han sido divididos en cinco

phyla, aunque algunos protozoólogos opinan que existen seis.

PHYLUM MASTIGOPHORA

Es probable que los mastigóforos o zooflagelados sean los protozoarios más primitivos. Se caracterizan por la presencia de uno o más flagelos, los cuales son sus principales organelos de locomoción. Estos flagelos, a diferencia de los flagelos giratorios de las bacterias, poseen la subestructura microtubular 9 + 2 observada en los cilios y flagelos de los animales pluricelulares. En general, los mastigóforos carecen de pared celular, de modo que varias especies recurren a la ondulación del cuerpo. Algunos biólogos opinan que los mastigóforos descienden de las formas ancestrales que dieron origen a los animales pluricelulares.

La mayor parte de las casi 2600 especies que se conocen son parásitas. Los **tripanosomas** son los flagelados que provocan la enfermedad africana del sueño. *Trichonympha* es un género de mastigóforos que pueden digerir la celulosa y que viven en el aparato digestivo de las termitas.

PHYLUM SARCODINA

Este phylum abarca las amibas desnudas y a sus parientes acorazados. Estos organismos no presentan pared celular por fuera de la membrana, pero ciertos grupos poseen una coraza que los protege contra los materiales abrasivos presentes en su medio.

Los **foraminíferos** integran el grupo más numeroso de protozoarios, pues cuentan con casi 40 000 especies incluyendo las vivas y las extintas. Se trata de amibas con corazas calcáreas espiralizadas que estos animales hacen rodar mientras se desplazan de un lado a otro con sus movimientos amiboídes. Esas corazas o cubiertas tienen una belleza impresionante y ostentan vistosos colores. Los foraminíferos habitan en el mar y de él extraen carbonato de calcio para sintetizar sus llamativas corazas. Las lomas blancas de Dover son una forma: ción geológica resultante de la acumulación, en el fondo

oceánico, de billones de corazas calcáreas de foraminíferos a través de miles de años.

Otro grupo acorazado, el de los radiolarios, probablemente se remonta a una era todavía más antigua (Precámbrica) de la historia del planeta. Sus corazas tienen un alto porcentaje de compuestos de silicio y dieron origen a formaciones rocosas más duraderas que las generadas por los foraminíferos. Las gruesas capas de fango de algunos fondos oceánicos muy profundos constan de corazas de radiolarios, ya que los silicatos resisten mejor que otros compuestos la presión y el pH bajo (ácido).

PHYLUM SPOROZOA

Todos los esporozoarios son parásitos y carecen virtualmente de medios de locomoción. Entre ellos son muy frecuentes los ciclos de vida complejos, ya que tienen que pasar de un hospedero a otro. No es raro que en los parásitos se encuentren muy reducidas o ausentes las estructuras especializadas que a las formas de vida libre les sirven para desplazarse de un lado a otro, capturar presas y explorar nuevos hábitat. Las estructuras locomotoras pueden llegar a desaparecer durante la evolución del parásito, pero en cambio se vuelven más prominentes sus estructuras reproductivas. En general, los parásitos

producen cantidades impresionantes de gametos, esporas u otras células reproductivas, particularmente los parásitos metazoarios. Ciertos parásitos presentan estructuras especiales de sujeción que les sirven para impedir que el hospedero los expulse. Entre los mecanismos que evitan que los jugos digestivos del hospedero desintegren los parásitos entéricos (internos) cabe mencionar la producción de una capa babosa que cubre al parásito o la formación de esporas resistentes. En el capítulo 32 se profundizará más en este tema.

Es probable que el paludismo, causado por el esporozoario *Plasmodium*, sea la enfermedad más persistente y generalizada que se conoce. Quizá llegue a matar o dejar inválida a la mitad de la población humana, sobre todo en las regiones tropicales del mundo. Aunque los plasmodios son los agentes infecciosos que provocan la enfermedad, un mosquito (vector) se encarga de transmitirlos de un hospedero a otro.

EJEMPLO 1 La hembra del mosquito *Anopheles* es el hospedero primario en el complejo ciclo de vida del protozoo palúdico (Fig. 29.1). Cuando el mosquito pica a un enfermo le inyecta un anticoagulante y luego ingiere los **gametocitos** del plasmodio. Una vez dentro del aparato digestivo del mosquito, los gametocitos se convierten en gametos masculinos y femeninos. La fecundación ocurre en el

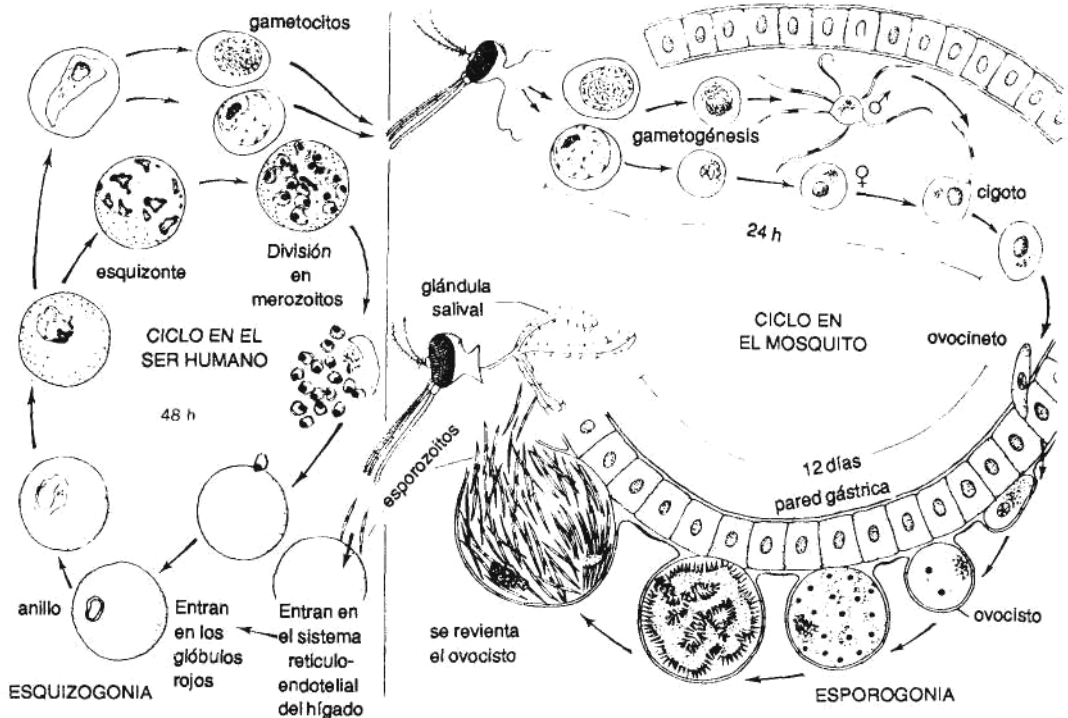


Fig. 29.1 Ciclo de vida de *Plasmodium vivax*. (De Storer y cols.)

estómago del insecto y poco más tarde el cigoto se aloja en las paredes de ese órgano. Después de la meiosis cigótica ocurre una serie de mitosis y eso da por resultado la formación de muchos **esporozoitos**, los cuales migran hacia las glándulas salivales del insecto. Cuando el mosquito pica a otra persona, los esporozoitos entran en el torrente sanguíneo de ésta y a través de la circulación llegan al hígado, donde se multiplican asexualmente. Dentro del hígado se forma un nuevo estadio del parásito: el **merozoito**. Los merozoitos se introducen en los glóbulos rojos y una vez ahí, se reproducen y al salir lisan la célula que los albergó, provocando en ese momento los episodios de fiebre y escalofríos. Esos síntomas son resultado de la liberación de toxinas en el momento en que se rompen los eritrocitos. Algunos merozoitos se convierten en gametocitos.

En este caso, la hembra del vector es más mortífera que el macho, pues sólo ella es hematófaga.

El control de los mosquitos es uno de los principales recursos de las campañas contra el paludismo; otras medidas son el uso de medicamentos preventivos como la quinina y el desarrollo de una vacuna (la más necesaria pero escurridiza de todas las estrategias). Aunque el paludismo es una gran preocupación debido a los devastadores efectos que tiene sobre las poblaciones humanas, también afecta a otros primates, a muchos roedores e incluso a diversas aves y reptiles. Varias de las especies del género *Plasmodium* provocan paludismo. La más virulenta para el ser humano es *P. falciparum*. A finales de la década de 1940 se lograron algunos triunfos en la lucha contra esta enfermedad, pero poco después, los plasmodios y los mosquitos que les sirven como vectores adquirieron resistencia, lo que desanimó a muchos de los dirigentes de los programas internacionales de erradicación.

PHYLUM CILIATA

Se considera que los ciliados son el grupo de protozoarios más evolucionado. La compleja estructura organelar que se observa en este phylum no tiene comparación con la de los otros protozoarios. Se conocen más de 7000 especies que habitan en lagos, lagunas y el mar. En su mayoría son de vida libre. Los ejemplos clásicos y desde luego los ciliados mejor conocidos pertenecen al género *Paramecium* (Fig. 29.2a). Como lo indica el nombre del phylum, estos protozoarios están cubiertos por gran cantidad de cilios cortos con infraestructura microtubular $9 + 2$. Casi todos los ciliados poseen un **micronúcleo** donde está almacenada la información genética que será transmitida y un **macronúcleo**, que contiene múltiples copias del material genético presente en el micronúcleo. Durante la **conjugación**, proceso que consiste en el intercambio de material genético entre dos paramecios, sólo participan los micronúcleos (Fig. 29.2b).

PHYLUM OPALINIDA

Este es un grupo relativamente pequeño de protozoarios. Casi todos sus representantes son parásitos entéricos de vertebrados no mamíferos. Aunque poseen cilios y se parecen superficialmente a los ciliados, son mucho más simples que estos.

En casi todas las especies de opalínidos se observan dos o más núcleos. Sin embargo, tales núcleos no exhiben especialización alguna sino que son equivalentes, lo cual sugiere un estado de evolución más primitivo en cuanto a especialización multinuclear.

29.2 PROTISTAS ALGÁCEOS

Existen más de 25 000 especies de protistas vegetaloides clasificados en seis divisiones de b que antes se llamaba **algas** (término que en la actualidad sólo es un vestigio de un sistema taxonómico en el que las algas se estudiaban como parte del reino Plantae). Virtualmente todos los representantes de este grupo, cuya antigüedad es de unos 500 millones de años, son fotosintéticos y ocupan hábitat dulceacuáticos o marinos. Aunque la mayor parte de tales especies son unicelulares, las algas café y rojas son pluricelulares; a pesar ello, estos dos grupos se clasifican como protistas porque no presentan las principales características de las plantas superiores.

DIVISIÓN EUGLENOPHYTA

Este grupo de protistas unicelulares no es numeroso, mas despierta gran interés porque muchos de sus representantes son heterotróficos. Sólo algunos euglenoides son fotosintéticos, pero incluso estas especies autotróficas pueden dar origen a células heterotróficas si se presentan las condiciones adecuadas. El cloroplasto de los euglenoides ha sido mencionado en no pocas ocasiones como prueba de la hipótesis endosimbiótica (Cap. 28). Casi todos los euglenoides presentan una considerable complejidad. *Euglena* (Fig. 29.3), que es el prototipo del grupo, posee una triple membrana en torno a su cloroplasto, contiene clorofilas a y b y nada activamente gracias a la presencia de un par de flagelos (aunque en realidad sólo uno de ellos es locomotor). Estos organismos también pueden orientarse respecto a la luz gracias a que poseen una **mancha ocular** fotosensible.

DIVISIÓN PIROPHYTA

Esta división consta casi exclusivamente de formas marinas unicelulares llamadas **dinoflagelados**. La palabra *pyro* significa "fuego" y fue la coloración rojiza de muchas especies lo que inspiró sin lugar a dudas el nombre

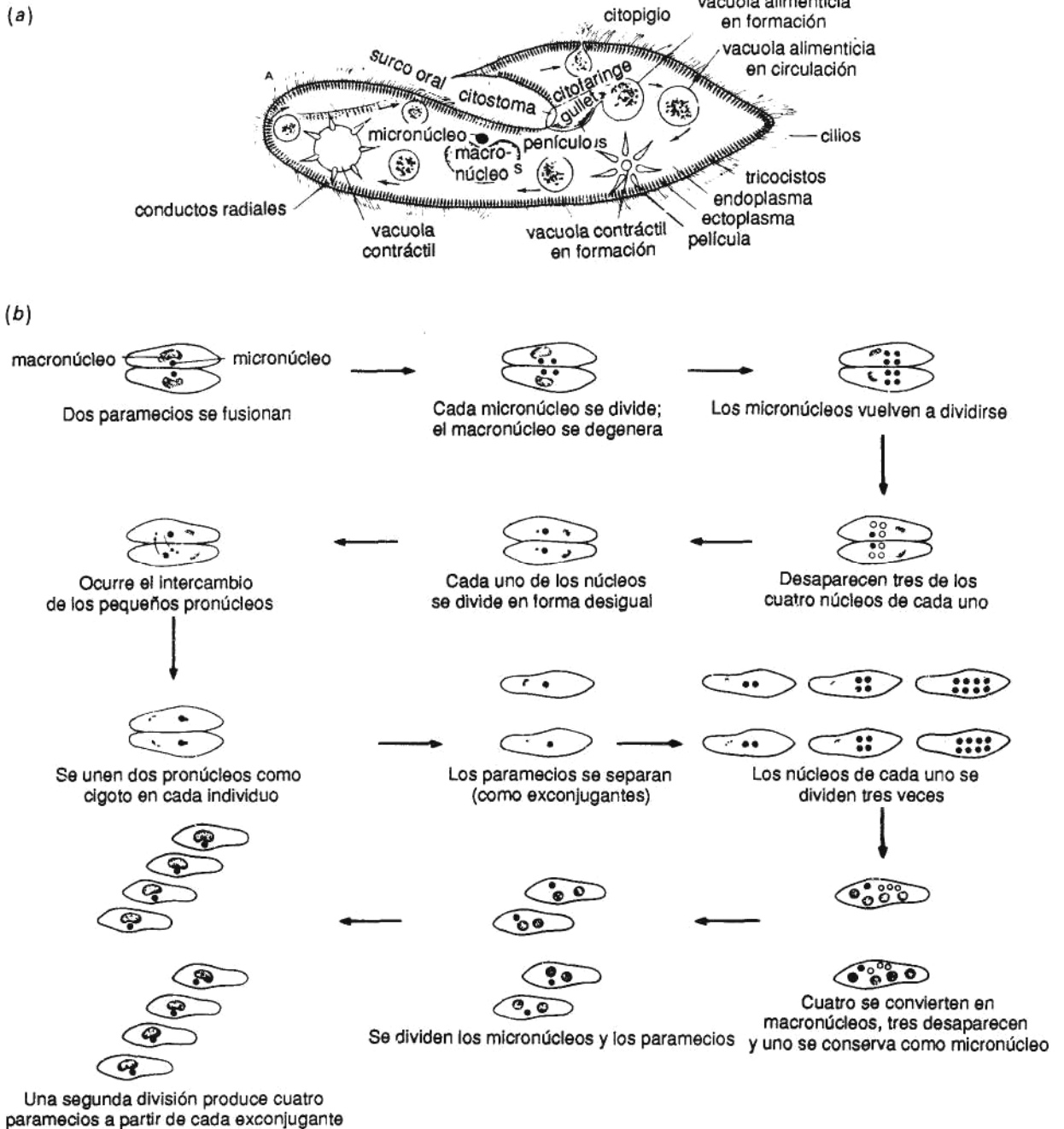
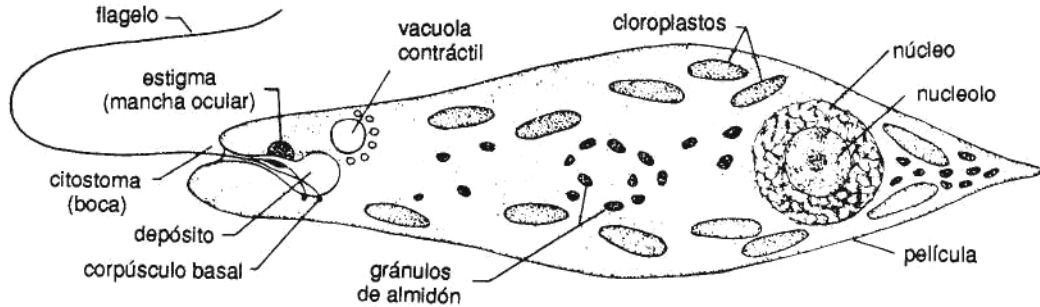


Fig. 29.2 *Paramecium*: a) estructura; b) conjugación. (De Storey cols.)

Fig. 29.3 *Euglena*.

del grupo. Al mismo pigmento rojo se debe el término de **marea roja**, fenómeno relacionado con las proliferaciones explosivas de dinoflagelados que se registran de vez en cuando en las costas. Las toxinas liberadas por estos microorganismos matan grandes cantidades de peces y muchas especies de invertebrados.

En general, los dinoflagelados cuentan con un par de flagelos situados a lo largo de unos surcos opuestos presentes en sus gruesas paredes celulares. Esta disposición hace que la mayoría de las especies giren al desplazarse y a eso se debe el nombre del grupo (la palabra griega *dinos* significa "girar"). Los plástidos cafés de las formas fotosintéticas contienen clorofilas a y c y diversos carotenoides; estos organismos producen almidón como molécula de almacenamiento de nutrientes y sus paredes celulares son de celulosa.

Los dinoflagelados poseen una meiosis muy compleja y peculiar, lo que quizá refleja los cambios ocurridos en diversos procesos cromosómicos conforme los procariones evolucionaron hacia los eucariotes. Aunque tales procesos todavía no quedan delineados por completo, estos organismos parecen tener una sola fase meiótica a diferencia de las dos fases observadas en la meiosis de los demás seres vivos.

La membrana nuclear de los dinoflagelados consta de una sola capa; en los demás eucariotes la cubierta nuclear está integrada por una membrana doble. La membrana nuclear permanece intacta durante la mitosis y la división de la célula se parece un poco a la división celular bacteriana. Los enormes cromosomas, que se tiñen intensamente, siempre están condensados y no se transforman en gránulos de cromatina. Además, estos prominentes cromosomas se encuentran adheridos a reglones específicas de la membrana nuclear, fenómeno análogo a la fijación de los cromosomas bacterianos a la membrana plasmática.

Estas raras propiedades de los dinoflagelados han hecho que algunos taxónomos sugieran su ubicación en un subreino especial situado entre los reinos Monera y

Protista. Quizá el análisis de las secuencias de bases del RNA ribosomal, procedimiento que ayudó a esclarecer las relaciones evolutivas de los metazoarios, también sirva para encontrar el nicho evolutivo correcto de los dinoflagelados.

DIVISIÓN CHRYSOPHYTA

Esta división de los protistas algáceos está integrada por las diatomeas (las más abundantes), las **algas doradas** (menos numerosas) y las **algas verdeamarillas** (relativamente raras). Algunos **ficólogos** (biólogos especializados en el estudio de las algas) sitúan a las diatomeas en una división aparte: *Bacillariophyta*. Todos los representantes de este grupo presentan clorofilas a y c en sus plástidos, producen un carotenoide amarillo pardusco (**fucoxantina**) que les da su color característico y almacenan su alimento en forma de grasas, aceites y un polisacárido especial llamado **laminarina**. Sus paredes contienen sílice hidratada en vez de celulosa. Las diatomeas están cubiertas por una doble coraza cuyas mitades ensamblan una en la otra como las partes superior e inferior de una empanada. El interior de estos organismos se comunica con el medio gracias a la presencia de poros en sus intrincadas corazas vitreas.

DIVISIÓN CHLOROPHYTA

Las clorofitas son un grupo sumamente diverso que consta de más de 7000 especies conocidas. Sus cloroplastos contienen clorofilas **a** y **b** junto con los carotenoides que suelen observarse en las plantas superiores. Es probable que las clorofitas sean los ancestros del reino Plantae. Casi todas son formas dulceacuícolas, pero también viven en la tierra y en el mar. Son el simbiote algáceo de los **líquenes**, los cuales resultan de una estrecha simbiosis mutualista con un hongo y son muy comunes en los climas templados y fríos. *Chlamydomonas* es una

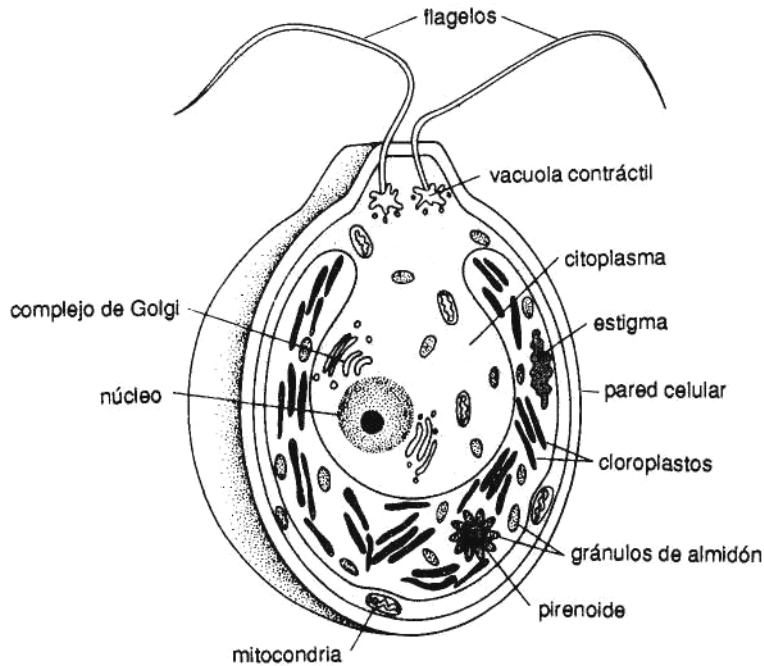


Fig. 29.4 *Chlamydomonas*.

clorofita típica (Fig. 29.4). Este grupo se caracteriza por la presencia de complejas fases sexuales y asexuales en su ciclo de vida. Hay formas unicelulares y pluricelulares.

DIVISIÓN PHAEOPHYTA

La mayoría de las **algas cafés o pardas** son pluricelulares y constituyen la mayor parte de las algas marinas que se ven en las costas de los mares templados y fríos. Al igual que las crisofitas, poseen clorofilas a y c y el carotenoide fucoxantina. Asimismo, guardan sus calorías en forma de aceites y del polisacárido laminarina. Estas algas pueden alcanzar dimensiones gigantescas, pues no son raros los sargazos de más de 50 m de largo. Su ciclo de vida presenta alternancia de generaciones.

DIVISIÓN RHODOPHYTA

En su mayoría, las **algas rojas** son especies marinas. Contienen clorofila a, pero jamás presentan las clorofilas b o c. Su color rojo se debe a la presencia del pigmento secundario **ficoeritrina**, perteneciente al grupo de las **ficobilinas**. Todas las rodofitas son pluricelulares y se reproducen por mecanismos sexuales. Aunque son pocas las especies que se han estudiado con detalle, en general se observa alternancia de generaciones.

29.3 PROTISTAS MICOIDES

Los protistas de tipo micoide se dividen en dos grupos heterotróficos de mohos deslizantes. La **división Myxomycota** está integrada por los llamados **mohos deslizantes plasmodiales** o **mixomicetos** (Fig. 29.5b). Se trata de células amiboides intensamente pigmentadas que van alternando su forma de vida entre un conglomerado "pluricelular" y la unicelularidad. Dicho conglomerado se denomina **plasmodio**. Éste es una enorme masa de citoplasma con numerosos núcleos en su interior, de modo que no se trata de una estructura realmente pluricelular, sino de un **cenocito**.

Los miembros de la **división Acraslomycota** se conocen con el nombre de **mohos deslizantes celulares** o **acrasiales** (Fig. 29.5a). Se diferencian de los mohos plasmodiales en que su fase de aglomeración es pluricelular y no cenocítica. Cuando escasea el alimento, las células individuales se agrupan pero conservan sus membranas, de modo que es posible distinguir una de otra.

Los ovomicetos y algunas royas y tizones, que integran la **división Oomycota**, tienen cierto parecido superficial a los hongos verdaderos. Sin embargo, fueron clasificados como protistas porque sus paredes celulares son de celulosa y no de quitina. Otras diferencias de este grupo respecto a los hongos verdaderos son la presencia

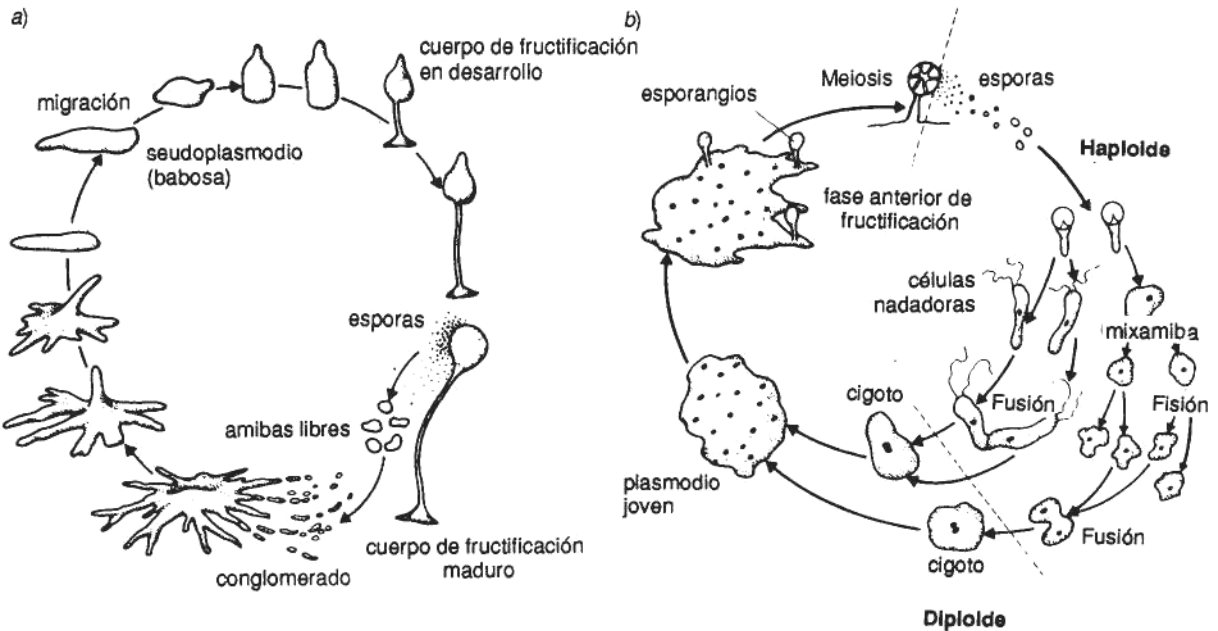


Fig. 29.5 Mohos deslizantes, a) Ciclo de vida de un acrasial; b) ciclo de vida de un mixomiceto.

de flagelos, la predominancia de la fase diploide en sus ciclos de vida y la formación de óvulos. La roya de la

papa que hizo añicos la economía agrícola de Irlanda en 1848 fue ocasionada por un ovomiceto.

Problemas resueltos

29.1 Critique la afirmación de que las células de los protistas son más sencillas que las de las plantas o los animales superiores.

La realidad es que las células de los protistas son mucho más complejas que las de los organismos de los grupos Metaphyta (plantas pluricelulares) y Metazoa (animales pluricelulares). Esto es de esperarse, dado que las células individuales de los protistas deben realizar todas las funciones de un organismo independiente. Puesto que son especializadas, las células de las plantas y los animales superiores no tienen que realizar todas las funciones del organismo entero.

Las células de mayor complejidad son las de los protozoarios. Estos animales disponen de estructuras especializadas para la ingestión y la digestión, la locomoción, el equilibrio hídrico y la reproducción. Es probable que los ciliados cuenten con los organelos de mayor complejidad y que algunos de esos organelos sólo existan en ese grupo.

Las muchas variantes de la división celular que se observan entre los protistas son ejemplo de la complejidad de estos organismos. Por lo general ocurre mitosis, mas ésta es tan diferente que no encuentra paralelo en ningún otro reino. Incluso la replicación cromosómica tiene características especiales en algunos protistas algáceos. Todos los protistas pueden reproducirse por medios asexuales, pero la mayoría cuenta también con mecanismos sexuales. Los intercambios de material genético son comunes y suelen realizarse a través de fenómenos meióticos similares a los de los organismos pluricelulares.

29.2 A pesar de la considerable heterogeneidad de los protistas representativos, ¿cuáles características tienen todos ellos en común?

Hay semejanzas en cuanto a estructuras específicas (organelos), requisitos particulares del hábitat y mecanismos metabólicos. Todos los protistas están integrados por células eucarióticas. A pesar de que

algunos se desplazan mediante movimientos amiboides, casi todos poseen —al menos en una etapa de su ciclo de vida— flagelos (o cilios) con estructura microtubular $9 + 2$. Ninguno de ellos puede sobrevivir en ambientes totalmente secos, salvo en forma de resistentes quistes inactivos. Los medios húmedos de todas clases tienen numerosas poblaciones de protistas activos.

Tanto las algas como los protozoarios cuentan con la vía metabólica aeróbica, incluso el ciclo de Krebs y los pigmentos y enzimas de la cadena de transporte de electrones. Por otra parte, aunque todos ellos tienen mecanismos de reproducción asexual también son capaces de efectuar recombinaciones sexuales.

- 29.3 ¿Es correcto afirmar que ciliados como *Paramecium* están más evolucionados o son más avanzados que las amibas (sarcodinos)?

No precisamente. Ambos tipos de organismos han evolucionado hacia una mayor aptitud durante tiempos equivalentes y han tenido las mismas oportunidades de adaptarse a las presiones de selección natural. Los dos han logrado mantenerse a pie firme en sus respectivos ecosistemas.

Con todo, el ciliado *Paramecium* está más especializado y posee mayor número de organelos que la amiba. Su aparato digestivo celular permanente cuenta con un surco bucal cubierto por cilios y capaz de formar vacuolas alimenticias en su extremo e incluso con un poro anal por el que se eliminan los materiales no digeridos. La amiba no puede efectuar la recombinación sexual; por su parte, el paramecio ya agregó a su costal de trucos genéticos la conjugación y la recombinación sexual. La presencia de micronúcleo y macronúcleo es otra prueba de su mayor especialización. A todas luces, los cilios del paramecio constituyen un medio de locomoción mucho más versátil y rápido que el movimiento amiboideo. Ambos organismos exhiben conducta de evasión (se alejan de las sustancias nocivas presentes en su medio), mas el paramecio lo hace con mayor rapidez y precisión que la amiba.

Quizá la diferencia más notoria entre las dos formas sea el complejo sistema de tricocistos del paramecio, los cuales disparan largos filamentos a modo de lanzas. Esos filamentos desempeñan cierta función defensiva y le sirven al protozoario para anclarse al sustrato.

- 29.4 ¿Por qué las formas parasíticas tienen sus estructuras reproductivas mucho más desarrolladas que sus mecanismos de locomoción o de detección de cambios ambientales?

Los parásitos bien adaptados tienen que vivir sobre su hospedero o dentro de él, por lo general en una región determinada del cuerpo de éste. Una vez establecido en su sitio, el parásito ya no tiene necesidad de vagar de un lado a otro o de enfrentar

constantemente a sus rivales. Por el contrario, lo que debe hacer es resistir los mecanismos de defensa del hospedero, afianzarse en su lugar y prosperar a base de los productos elaborados que aquél le brinda. Algunos parásitos intestinales —por ejemplo tenias y áscaris— pierden sus capacidades digestivas porque subsisten gracias a los alimentos que digiere su hospedero. Por otra parte, la locomoción es inútil en circunstancias en las que la clave de la supervivencia es sujetarse o anclarse. Por consiguiente, durante el transcurso de la adaptación a la forma de vida parasítica ocurren muchas regresiones corporales (o citoplásmicas) en el parásito.

La otra cara de la moneda es que las circunstancias restrictivas del hábitat del parásito limitan gravemente la actividad sexual de éste. El estilo de vida solitario de muchos parásitos les impide elegir a su pareja. También existen limitaciones en cuanto a la diseminación de los cigotos una vez efectuada la fecundación. Lo anterior explica en parte la alta frecuencia de hermafroditismo (presencia de órganos sexuales masculinos y femeninos en el mismo individuo) entre los parásitos a los que se les dificulta tener acceso a una pareja sexual. Quizá lo más sorprendente de los parásitos sea su exagerada dedicación a la actividad sexual. Esto puede manifestarse a través de la presencia de voluminosas estructuras reproductivas, la formación de grandes cantidades de huevecillos y la existencia de hospederos intermediarios dentro de los cuales se desarrollan formas alternas del parásito durante el complejo ciclo de vida de este último. Los parásitos bien adaptados pero que deben enfrentar un medio que restringe sus oportunidades reproductivas se caracterizan por su adquisición evolutiva de una mayor capacidad de reproducción.

- 29.5 La serie volvocina está formada por un grupo de clorofitas emparentadas entre sí. Algunas especies de la serie son unicelulares, pero otras son pluricelulares. Las células individuales de ambas formas son muy semejantes. El prototipo unicelular de esta serie es *Chlamydomonas* (Fig. 29.4), la cual tiene un extraordinario parecido con las células de las formas pluricelulares más avanzadas de la serie.

En el caso de *Pandorina*, la unidad colonial esférica está integrada por conjuntos de 4 a 32 individuos inmersos en una matriz gelatinosa. Todas las células de la colonia se reproducen en forma sincrónica por mecanismos sexuales o asexuales. En la reproducción sexual, los gametos femeninos tienden a ser mayores que los masculinos, pero se tienen pocas pruebas adicionales de especialización de forma o función.

Las colonias de *Pleodorina* tienen mucho más individuos que las de *Pandorina*. Además, un grupo formado por cuatro o más células un poco más pequeñas tienen funciones exclusivamente

vegetativas; las células voluminosas de la colonia son reproductivas y vegetativas al mismo tiempo. Por consiguiente, hay una clara especialización en cuanto a tamaño y funciones.

El representante más complejo de la serie volvocina es *Volvox*. En este organismo la enorme colonia esférica consta de miles de células. Como sucede entre los miembros menos complejos de la serie, los flagelos de cada individuo están orientados hacia la superficie, de modo que la colonia entera puede desplazarse. Las células que integran la colonia están conectadas por medio de delgados filamentos citoplásmicos que les permiten comunicarse. El número de células reproductivas es relativamente pequeño y el mecanismo de reproducción es **ovogámico** (hay formación de huevos).

Cada miembro de la serie volvocina constituye un género aparte. Otros géneros que se incluyen en esa serie son *Gonium*, una primitiva forma colonial cuyos gametos flagelados son estructural y funcionalmente idénticos entre sí (**isogamia**) y *Eudorina*, en el que las células de las distintas porciones de la colonia se distinguen por un grado considerable de especialización.

¿Por qué supone el lector que se considere tan importante a la serie volvocina?

Los diversos géneros de la serie volvocina van desde organismos unicelulares hasta pluricelulares y las formas pluricelulares exhiben los rudimentos de especialización e Integración de las formas superiores. En *Volvox*, la especialización de la colonia es tan considerable que algunos taxónomos la consideran una planta pluricelular. Debido a esas características, muchos ficólogos opinan que la serie ilustra los pasos evolutivos que condujeron de los organismos unicelulares a las plantas pluricelulares. Esto no quiere decir que la serie contenga los eslabones de esa cadena, sino que sus miembros son magníficos ejemplos de cómo pudieron ser las formas ancestrales intermedias.

- 29.6** Las rodofitas viven a mayores profundidades oceánicas que los otros tipos de algas. ¿Por qué? {Pista: la luz azul penetra en el agua con más facilidad que las longitudes de onda rojas y amarillas.}

Los pigmentos secundarios de las algas rojas, en particular sus ficobilinas (ficoeritrina), absorben la luz azul. (Su color rojo se debe a que absorben los azules pero reflejan los rojos.) Puesto que la luz azul tiene longitud de onda más corta que las luces roja o amarilla puede penetrar a mayores profundidades, permitiendo que las algas rojas realicen la fotosíntesis en esas regiones. En algunas zonas cálidas de los océanos pueden encontrarse algas rojas a profundidades de casi 300 m. La pigmentación puede variar de una especie a otra, de modo que éstas prosperan en diversas profundidades. Con base en lo anterior, no es sorprendente que las rodofitas se cuenten entre las algas más abundantes del mundo.

- 29.7** ¿A qué se debe que los dos tipos de mohos deslizantes y los ovomicetos sean clasificados entre los protistas a pesar de que se parecen mucho físicamente a los hongos verdaderos?

La mayoría de los taxónomos consideran que la semejanza entre esos tres protistas y los hongos se debe a una convergencia evolutiva, es decir, a un fenómeno análogo al parecido entre las alas de un insecto (de origen epitelial) y las de un ave (extremidad anterior modificada). La base más adecuada e importante de esa asignación de parentescos evolutivos es la naturaleza de la pared celular. La pared celular de casi todos los hongos verdaderos es de **quitina**, un aminopolisacárido. Por el contrario, la pared de los tres grupos de protistas micoides es de celulosa. Con excepción de las levaduras, todos los hongos son pluricelulares. Por su parte, los mohos deslizantes no son pluricelulares en absoluto. El conjunto pfasmodial es cenocítico y carece de divisiones celulares claras. En el caso de los acrasiales (**Acra-siomycota**), las células tienden a conservar su identidad individual a pesar de estar agrupadas y siempre son haploides, lo cual marca una diferencia respecto a la alternancia de fases haploides y diploides observada en la mayoría de los hongos verdaderos. Los ovomicetos producen zoosporas flageladas como parte de su ciclo de vida. Los hongos carecen de células flageladas.

Por ahora no es posible llegar a una posición definitiva de estos tres grupos micoides en cuanto a clasificación se refiere, pero la mayor parte de la información significativa justifica su ubicación actual entre los protistas.

Problemas complementarios

- 29.8** Relacione los organismos de la columna A con los phyla de la columna B.
- | A | B |
|---------------------------------|-----------------|
| 1. Flagelados primitivos | a) Sporozoa |
| 2. <i>Amoeba proteus</i> | b) Sarcodina |
| 3. <i>Plasmodium falciparum</i> | c) Ciliata |
| 4. <i>Paramecium aureus</i> | d) Mastigophora |
| 5. Foraminifera | |
| 6. Tripanosomas | |
- 29.9** La mayoría de los protozoarios son fotosintéticos.
a) Verdadero, b) Falso.
- 29.10** La disposición 9 + 2 de los microtubulos sólo se observa en los flagelos de las bacterias.
a) Verdadero, b) Falso.
- 29.11** El macho del mosquito *Anopheles* sintetiza un anticoagulante para que no se interrumpa el flujo de sangre de su víctima mientras él se alimenta.
a) Verdadero, b) Falso.
- 29.12** El paludismo es ocasionado por una sola especie de *Plasmodium*.
a) Verdadero, b) Falso.
- 29.13** Casi todos los miembros del phylum Opalinida son parásitos que viven en el intestino de vertebrados inferiores.
a) Verdadero, b) Falso.
- 29.14** La conjugación es un tipo de reproducción asexual.
a) Verdadero, b) Falso.
- 29.15** *Euglena* es invariablemente heterotrófica.
a) Verdadero, b) Falso.
- 29.16** Los dinoflagelados siempre son móviles.
a) Verdadero, b) Falso.
- 29.17** La fucoxantina está presente tanto en las diatomeas como en las algas caféas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 29.18** La mayoría de las clorofitas se reproducen por medio de gametos flagelados. Una excepción de esta regla es a) *Gonium*. b) *Chlamydomonas*. c) *Spirogyra*. d) *Volvox*. e) la levadura.
- 29.19** Todos los protistas fotosintéticos poseen a) laminarina. b) clorofila a. c) fucoxantina. cf) clorofila d. e) todas las opciones anteriores.
- 29.20** Durante la fase plasmodial de los mixomicetos se observa cicloplasmia. Esto sirve para a) distribuir materiales, b) la locomoción, c) ahuyentar depredadores, d) todas las opciones anteriores.

Respuestas

- | | | | |
|-------|------------------------------------|-------|------------------------------------|
| 29.8 | 1—d); 2—b); 3—a); 4—c); 5—e); 6—d) | 29.15 | b); algunas veces es heterotrófica |
| 29.9 | b) | 29.16 | a) |
| 29.10 | b) | 29.17 | a) |
| 29.11 | b) | 29.18 | c) |
| 29.12 | b) | 29.19 | b) |
| 29.13 | a) | 29.20 | a) |
| 29.14 | b) | | |

El reino Fungi

Los hongos fueron colocados en un reino aparte, tomando por base algunas de sus características peculiares. Se trata de organismos eucarióticos, heterotróficos y, con excepción de las levaduras, pluricelulares (o multinucleares). Obtienen su alimento por absorción en vez de por ingestión. Secretan enzimas digestivas en su medio y luego absorben los productos digeridos externamente. Casi todos los hongos poseen paredes celulares de **quitina**, polisacárido aminado que se mencionó en el capítulo 29. Todos carecen de flagelos y se encuentran restringidos en cuanto a movilidad.

Se cree que las levaduras son hongos unicelulares derivados de ancestros pluricelulares. Los mohos y las setas son otros ejemplos de hongos. Este grupo data por lo menos de hace unos 400 millones de años.

30.1 ESTRUCTURA BÁSICA DE LOS HONGOS

Los hongos constan de una masa de filamentos muy ramificados y enmarañados a los que se denomina **hifas** (Fig. 30.1). Esos filamentos están incompletamente divididos en células por unas paredes (**tabiques**) dispuestas en ángulo recto respecto al eje longitudinal de aquellos y esparcidas por toda la maraña hifal. Los tabiques de casi todos los hongos son porosos y permiten el flujo citoplásmico de una "célula" a otra. En otros grupos, los núcleos están dispersos en una masa citoplásmica ininterrumpida; es decir, se trata de estructuras **cenocíticas**. La masa filamentosa entera se denomina **micelio**. Es frecuente que en el micelio de los hongos parasíticos en rápido crecimiento aparezcan hifas especializadas denominadas

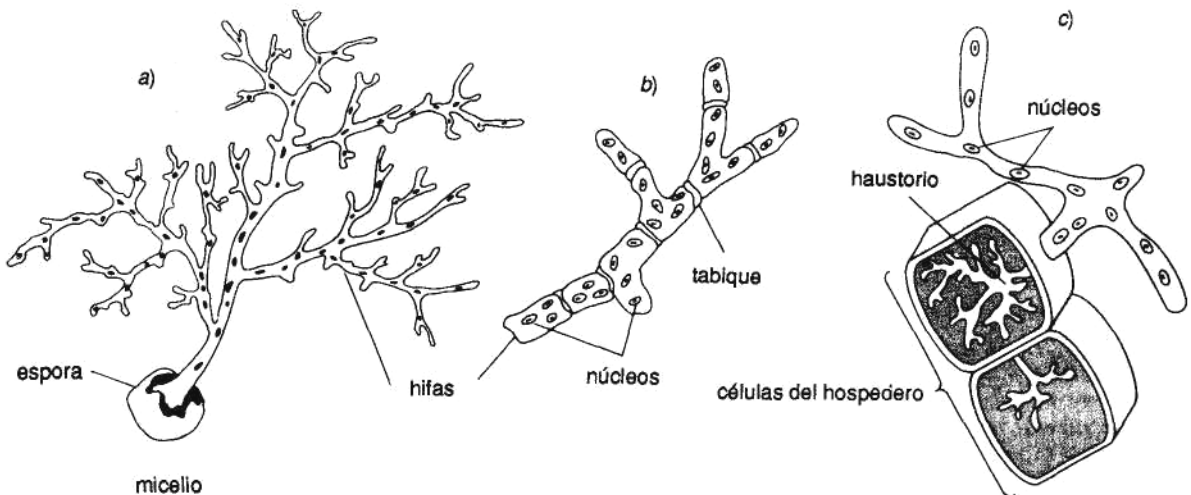


Fig. 30.1 Principales características de la estructura de los hongos: a) micelio; b) hifas compartimentadas como células multinucleadas; c) hifas cenocíticas con un haustorio penetrando en las células del hospedero.

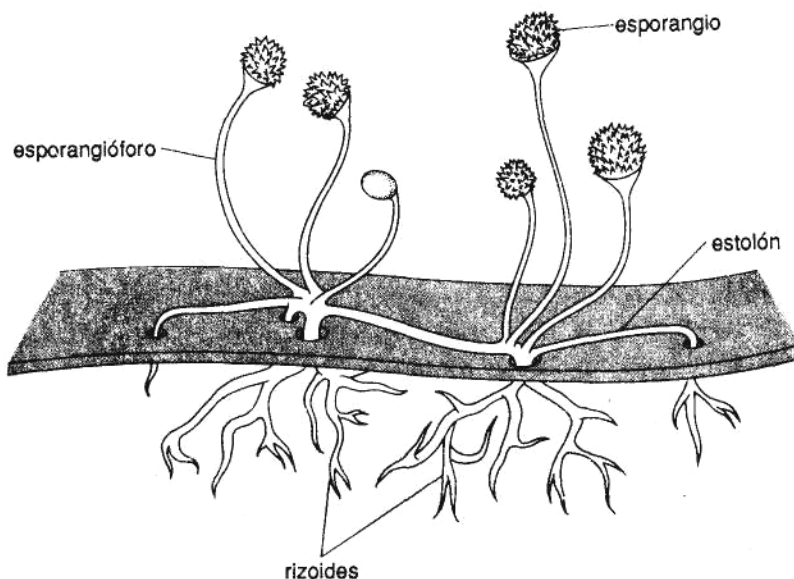


Fig. 30.2

haustorios. En el caso de los hongos que parasitan a las plantas, esas cortas prolongaciones penetran en las células vegetales y absorben en poco tiempo las sustancias nutritivas ahí presentes.

30.2 DIVISIONES DE HONGOS

Las más de 100 000 especies conocidas de hongos pertenecen a cuatro divisiones básicas. Tales divisiones son análogas a los phyla, es decir, a los principales grupos del reino animal.

Las especies pertenecientes a la división **Zygomycota** (hongos conjugantes) ocupan habitat terrestres, de modo que viven en el suelo y en la materia orgánica en putrefacción. Por lo general forman **esporas** asexuales en las puntas de unas hifas especializadas (**esporangióforos**) que asoman en el aire; dichas esporas son arrastradas por el viento hacia nuevos territorios.

EJEMPLO 1 *Rhizopus* es un moho que crece sobre el pan. Este hongo produce tres variedades de hifas (Rg. 30.2). El **estolón** es un filamento relativamente grueso que se extiende por el **sustrato** (superficie sobre la cual crece el moho) siguiendo un patrón considerablemente uniforme. Los **rizoides** son vellosidades delgadas y muy ramificadas que penetran en el interior del pan y que dan anclaje al micelio. Los rizoides, debido a su esbeltez y a su enorme área superficial, son sumamente eficaces como estructuras de

absorción de los materiales solubles que están en contacto con ellos. El tercer tipo de hifa es el **esporangióforo**, en cuyo extremo se forma un esporangio. Cada esporangio produce varios miles de esporas, células asexuales que dan origen a nuevos micelios. La cantidad de esporas formadas dentro de cada esporangio es tan impresionante, que en unas cuantas horas una rebanada de pan puede estar totalmente cubierta por nuevos micelios.

Esta división debe su nombre a las duras y resistentes **cigosporas** resultantes de la fusión de gametos haploides, lo cual ocurre generalmente en condiciones adversas. Luego, cuando las condiciones son más favorables, la cigospora diploide —que es en esencia un cigoto envuelto por una dura cubierta— se divide por meiosis y uno o más de los productos meióticos dan origen a un nuevo micelio haploide. Este fenómeno se estudia con mayor detalle en la siguiente sección.

La división **Ascomycota** (hongos formadores de sacos) está integrada por las levaduras, algunos tizones, el **cornezuelo del centeno** y el género *Penicillium*. También forman parte de este grupo los complejos y a menudo abigarrados **hongos en cáliz o trompetas** que decoran el suelo de los bosques húmedos. En ellos son comunes las células separadas por tabiques porosos. El nombre del grupo se debe a la presencia de un saco reproductivo llamado **asea**, el cual se forma durante el ciclo sexual de estos hongos.

La división **Basidiomycota** (hongos en forma de clava) está integrada por las conocidas setas u hongos

tipo sombrilla y una gran variedad de bejines. En este caso las hifas también están divididas por tabiques.

En casi todos los representantes del grupo se observa una extensa masa hifal subterránea que produce esporádicamente cuerpos de fructificación verticales en los que se forman esporas. Las estructuras reproductoras presentes en los cuerpos de fructificación tienen forma de clava y a eso debe su nombre el grupo.

Un grupo heterogéneo denominado Deuteromycota abarca todas las formas en las que no se ha descubierto ciclo sexual alguno.

Los líquenes son clasificados aparte de los demás hongos. Esas asociaciones mutualistas entre un autótrofo algáceo o cianobacteriano y un hongo tienen gran importancia ecológica. En general, en las zonas templadas o frías el simbionte micótico es un ascomiceto; en las regiones cálidas es un basidiomiceto.

30.3 ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS DE LOS HONGOS

La mayoría de los hongos son haploides durante la mayor parte de su ciclo de vida. Mientras las condiciones de desarrollo sean adecuadas, la reproducción será asexual. Se forman esporas haploides en los esporangios de los esporangióforos. Puesto que tales hifas son haploides no es necesario ningún proceso meiótico para generar las esporas que se forman dentro de los esporangios. Una vez que el esporangio revienta, las esporas son transportadas por los vientos, el agua o los animales hasta lugares distantes, donde la presencia de sustratos adecuados puede brindarles oportunidades de desarrollo.

En general, la reproducción sexual ocurre cuando el alimento escasea o desaparecen las condiciones óptimas de temperatura y humedad. En el caso de

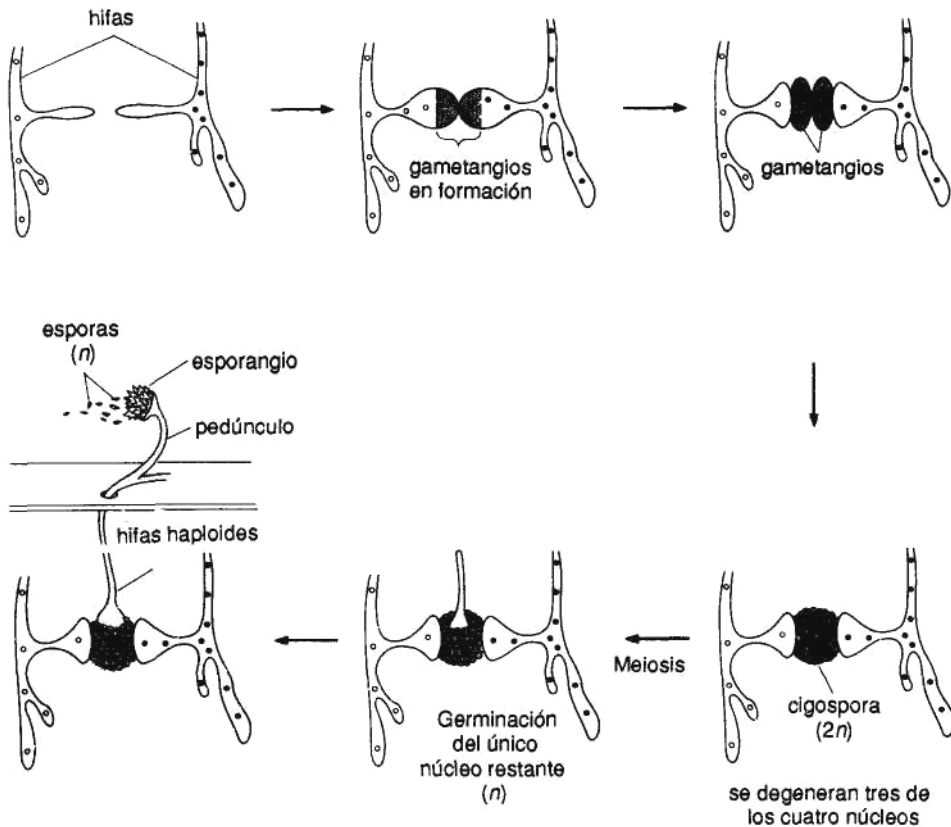


Fig. 30.3 Conjugación en *Rhizopus*.

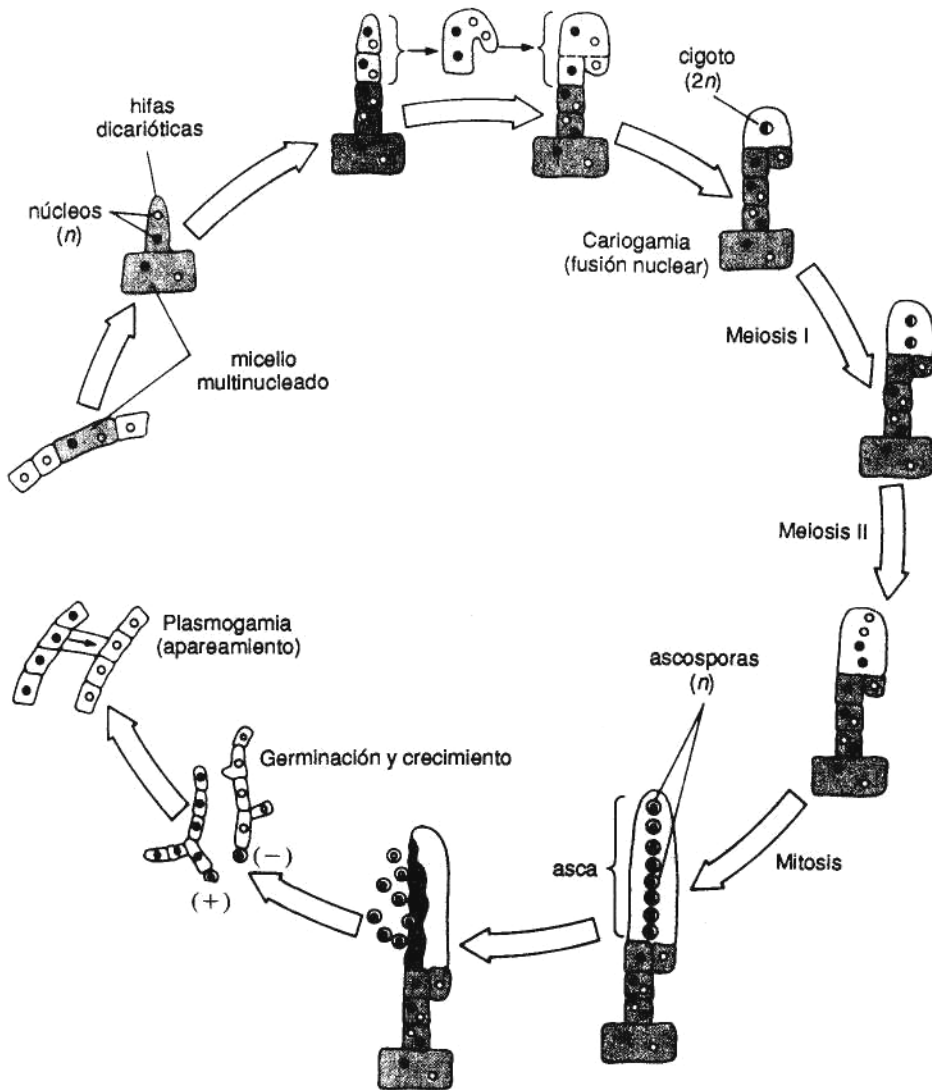


Fig. 30.4 Reproducción sexual de los ascomicetos.

los cigomicetos, hifas especializadas de dos micelios pertenecientes a distintos tipos de apareamiento (+ y -) crecen unas hacia las otras y forman un puente de **conjugación** (Fig. 30.3). Cada punta se separa en forma de una célula gametogénica (**gametangio**) pero permanece unida a su hifa progenitora. Los gametos se fusionan para formar un cigoto (la cigospora) justo en la mitad del puente de conjugación. La cigospora es rodeada por una gruesa cubierta forrada de espinas. Luego se separa de ambos micelios progenitores y puede permanecer en latencia durante todo un año. Al reanimarse, el cigoto se

divide por meiosis y una de las células haploides forma una hifa muy corta en cuya punta aparece un esporangio. Las esporas que se desarrollan dentro del esporangio dan origen a los nuevos micelios.

En los ascomicetos, la reproducción asexual se efectúa mediante la formación de esporas llamadas **conidios**, las que simplemente se desprenden como yemas de las hifas **conidióforas** de la planta progenitora y al germinar forman nuevos micelios. En la reproducción sexual (Fig. 30.4), una cepa + (femenina) y una cepa - (masculina) forman, cada una por su parte, un cuerpo

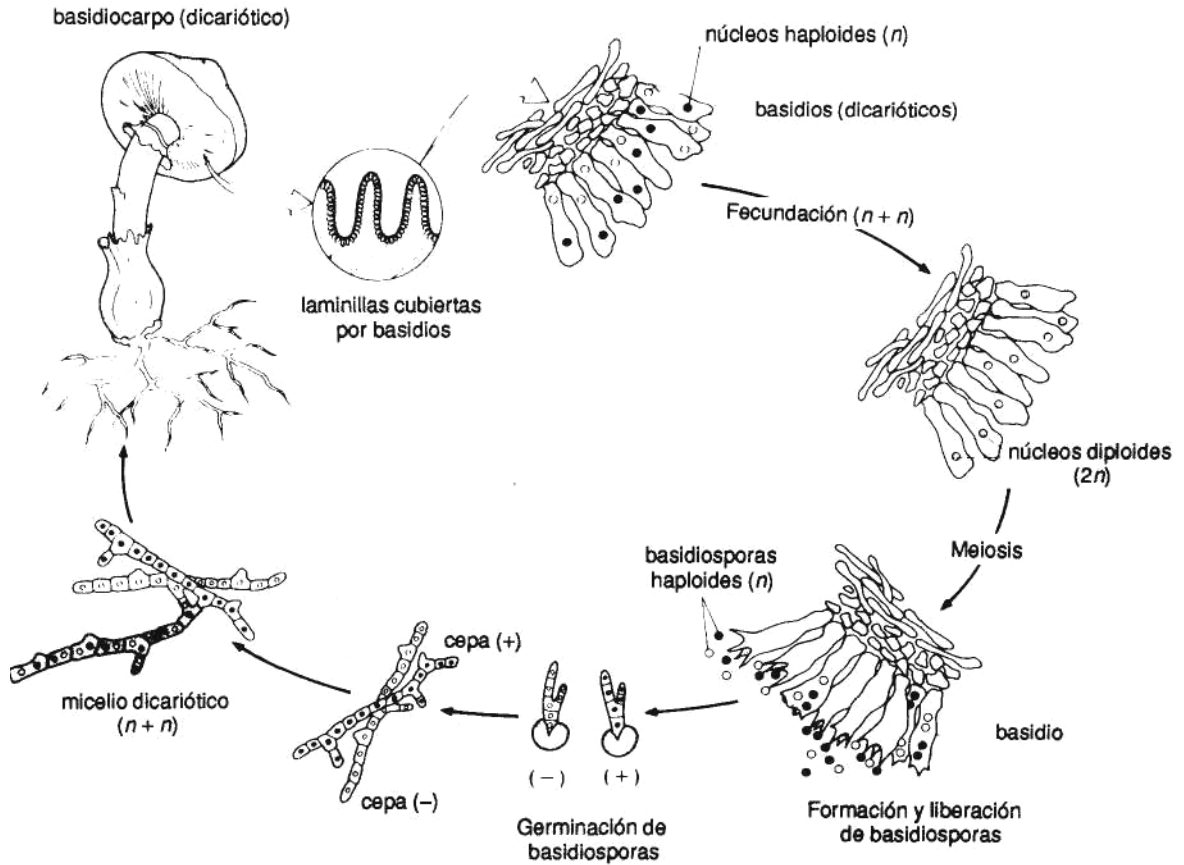


Fig. 30.5 El ciclo de vida de una seta.

bulboso multinucleado (llamado **ascogonio** en la cepa + y **anteridio** en la cepa -). Enseguida se forma un puente entre esas estructuras. A través de él migran los núcleos masculinos hacia el órgano femenino, el cual forma después hifas dicarióticas (que contienen dos núcleos distintos). Estas hifas se entrelazan con hifas haploides de ambos progenitores para formar un ascocarpo en forma de cáliz. Los componentes dicarióticos del ascocarpo forman sacos terminales igualmente dicarióticos. En el interior de esos sacos, los dos núcleos se unen y luego se dividen una vez por meiosis y otra por mitosis para formar ocho núcleos haploides. A partir de este momento, los sacos ya se denominan **aseas**. Cada uno de los núcleos haploides se convierte en una ascospora, que es liberada cuando se rompe el asea y de esa manera se inicia un ciclo asexual u otro ciclo sexual.

Aunque unicelulares, las levaduras también pertenecen a la división Ascomycota. En este caso no hay formación de conidios, sino que la reproducción asexual

ocurre por **gemación**, proceso en el cual la pequeña célula nueva se desprende por estrangulación de una sola célula progenitora. Otra posibilidad es que se fusionen entre sí células individuales de diferentes tipos de apareamiento para constituir una célula diploide. Luego, los núcleos fusionados se dividen por meiosis y enseguida ocurre una división mitótica cuyo resultado son ocho ascosporas. Esta estructura de las levaduras equivale al asea de otros ascomicetos, con sus ocho ascosporas formadas durante la fase sexual.

En las setas y otros basidiomicetos, el ciclo reproductivo no tiene fase asexual aparte (Fig. 30.5). La densa capa micelial subterránea da origen al macizo sombrerillo o cuerpo de fructificación reproductivo que conocemos como seta, champiñón o bejín. Las **laminillas** o tabiques membranosos del cuerpo de fructificación están cubiertas por basidios claviformes dentro de los cuales se forma un cigoto por fusión de células haploides. La meiosis ocurre poco después de la fecundación y cada producto

meiótico se convierte en una **basidiospora** que sale del basidio a través de una extensión especial de éste para formar nuevos micelios.

Los hongos de la división Deuteromycota no presentan fase sexual en su ciclo de vida. Aunque todos se encuentran clasificados dentro de un mismo grupo, lo más probable es que sean heterogéneos.

En el caso de los líquenes, una espora micótica que contiene una célula algácea aprisionada por una red de hifas se desprende de la masa principal del líquen. Luego germina para dar origen a una nueva masa encostrante de células algáceas e hifas íntimamente conectadas. No se sabe de procesos sexuales en los líquenes.

30.4 LOS HONGOS COMO AMIGOS Y COMO ENEMIGOS

Los hongos son, junto con las bacterias, los desintegradores más eficaces de todos los ecosistemas. No sólo atacan la materia muerta, sino también degradan las heces y otros productos elaborados que, de no ser desintegrados, acabarían por sofocar vastas extensiones del medio terrestre.

Algunos hongos sostienen estrechas relaciones mutualistas con plantas superiores. Invaden las raíces de estas últimas y luego envían hifas hacia el suelo, incrementando así la capacidad de las plantas para absorber agua y minerales. Estas asociaciones entre los hongos y la corteza de las raíces se denominan **micorrizas**; su presencia generalizada aumenta en grado considerable la densidad de las poblaciones vegetales de casi todos los ecosistemas terrestres.

Ciertos tipos de hongos producen antibióticos que pueden ser extraídos y utilizados para combatir infecciones bacterianas.

EJEMPLO 2 *Penicillium chrysogenum* es una de varias especies de hongos que sintetizan y secretan el antibiótico **penicilina**. En 1928, Alexander Fleming fue el primero en notar que, cuando un moho del género *Penicillium* coloniza accidentalmente una caja de Petri en la que se efectuó un cultivo bacteriano, las bacterias adyacentes a las colonias del moho son destruidas. Poco después se identificó la penicilina, que empezó a ser extraída del moho en cantidades comercializables. La **estreptomycinina** es otro antibiótico que

Wachsman y Schatz de la Rutgers University aislaron a partir de otro moho.

Las levaduras son los principales organismos fermentadores utilizados para la elaboración de bebidas alcohólicas como la cerveza y algunos vinos. Los mohos son particularmente útiles para la fermentación asociada con el proceso de elaboración de quesos como el Camembert y el Roquefort.

El cornezuelo del centeno es fuente de ergonovina (ergotrate) y algunos derivados de ésta, los cuales se utilizan para controlar las hemorragias, estimular las contracciones uterinas y combatir la migraña. También se ha usado para producir alucinógenos.

EJEMPLO 3 La erisipela o ergotismo gangrenoso es una enfermedad ocasionada por la ingestión de harina de centeno contaminada por las toxinas del cornezuelo (*Claviceps*), ascomiceto que infecta las plantas de centeno. Dichas toxinas producen sensación de quemadura, actividad física frenética y aterradoras alucinaciones. Durante la Edad Media ocurrieron graneles epidemias de este envenenamiento, algunas de las cuales afectaron simultáneamente a miles de personas. En la década de 1960 se registró en Francia un pequeño brote de esta enfermedad.

Ciertas sustancias alucinógenas (también llamados agentes psicotomimóticos) derivadas de la ergonovina (por ejemplo, el LSD₂₅), producen síntomas parecidos a los de la erisipela. Una extraña peculiaridad de las alucinaciones provocadas por la ergonovina y sus derivados químicos es que durante ellas se ven las más asombrosas gamas de colores.

El aspecto negativo de los hongos son enfermedades cutáneas como la tina y el pie de atleta. Las infecciones vaginales ocasionadas por levaduras no son peligrosas, pero sí muy molestas y de difícil tratamiento. (Esas "levaduras" no pertenecen a la división Ascomycota, pues son impostoras que en realidad pertenecen a la división Deuteromycota.) Muy de vez en cuando, ciertas infecciones pulmonares ocasionadas por hongos pueden matar a personas vulnerables.

Los parásitos micóticos de las plantas causan daños en gran escala a los cultivos. Las **royas** que atacan al trigo y los tizones que destruyen las partes florales de muchas plantas son basidiomicetos muy nocivos. Por otra parte, una gran variedad de mohos pudre frutas y verduras almacenadas después de la cosecha.

Problemas resueltos

- 30.1** Muchos hongos se parecen a los protistas e incluso a las plantas. ¿Cuál es la justificación para clasificar los hongos en un reino aparte?

Hace tiempo, las formas micóticas que los taxónomos agrupan actualmente en un reino aparte se consideraban una división del reino vegetal: los **hongos verdaderos**. Sin embargo, existen algunas diferencias fundamentales que permiten separar los hongos de las plantas y los protistas. Todos los hongos son heterótrofos que obtienen su alimento absorbiéndolo del medio. Aunque muchos hongos almacenan un poco de celulosa en sus paredes celulares, el material que predomina casi siempre en la pared celular es la quitina, lo cual los separa claramente de las plantas. A diferencia de muchas plantas y de ciertos protistas coloniales, los hongos no forman zoosporas flageladas y las células vegetativas de sus micelios no son móviles. Es factible que la rápida extensión del micelio compense la falta de locomoción.

Aunque la mayor parte de los miembros del reino son multinucleados, las paredes (**tabiques**) que dividen los compartimientos citoplásmicos suelen ser imperfectos, de modo que hay continuidad citoplásmica. Esto permite el rápido transporte de sustancias de las regiones donde se está absorbiendo alimento hacia las terminaciones hifales en rápido crecimiento.

- 30.4** Algunos taxónomos han clasificado los oomicetos (Oomycota) entre los hongos. No obstante, en la presente obra fueron clasificados en el reino Protista. ¿Porqué?

Quizá el mejor argumento para excluir del reino Fungí a los acrasiales sea la ausencia de quitina en sus paredes celulares. Esa sustancia está presente en los demás hongos. También es típica la predominancia de la fase diploide en el ciclo de vida. Casi todos los hongos son predominantemente haploides.

Ningún grupo micótico forma zoosporas flageladas; por el contrario, los acrasiales sí lo hacen. También producen huevos, lo que es otra diferencia respecto a los hongos. Por último, la compartimentación de sus micelios es menos notoria.

Por estos motivos se considera que los acrasiales —que han ocasionado graves daños a los cultivos de papa y a los viñedos— son protistas. No obstante, su índole pluricelular (en realidad **cenocítica**) es un argumento en contra de su clasificación como protistas.

- 30.3** Diga si las siguientes estructuras son haploides, diploides o dicarióticas: micelio, hifa, gametangio, cigospora, esporangio, basidio, laminillas del sombrero de las setas, estolón, esporangióforo,

conidio, ascocarpo (excluyendo el asea), asea del ascocarpo.

Micelio	Haploide
Hifa	Haploide
Gametangio	Haploide
Cigospora	Diploide
Esporangio	Haploide
Basidio	Diploide
Laminillas de las setas	Dicariótico
Estolón	Haploide
Esporangióforo	Haploide
Conidio	Haploide
Ascocarpo (excluyendo el asea)	Haploide y dicariótico
Asea del ascocarpo	Diploide

- 30.4** ¿Cuáles estructuras contribuyen más a la supervivencia evolutiva de los ascomicetos: los conidios o las ascosporas?

Aunque haploides, las ascosporas son resultado de la unión sexual de hifas pertenecientes a dos cepas sexuales distintas; los conidios se forman asexualmente. Debido a la recombinación genética inherente a la reproducción sexual, las ascosporas imparten a los ascomicetos mayor diversidad genética y, por tanto, mayor adaptabilidad (y posibilidades de sobrevivir) al estrés ambiental.

- 30.5** En la condición **dicariótica** se observan dos núcleos no fusionados dentro de la misma célula. Esta es la condición normalmente observada en los tejidos reproductivos de muchos hongos justo antes de la **singamia** (unión de núcleos o células). Si los dos núcleos no fusionados son genéticamente distintos se dice que la célula es heterocariótica. ¿Qué término debería usarse en caso de que un núcleo haploide se dividiera para formar dos núcleos no fusionados pero idénticos?

Sería necesario decir que la célula resultante es **homocariótica**.

- 30.6** Sugiera algunos procedimientos para combatir las enfermedades (necóticas).

Ciertos hongos como la **roya del trigo** tienen dos hospederos intermediarios. Cuando uno de esos hospederos tiene importancia económica y el otro no, la destrucción del segundo hospedero puede servir para evitar la diseminación del hongo. Para que esta técnica surta efecto es necesario algo sumamente difícil: la destrucción de todos los individuos de una especie. En el caso de la roya del trigo, lo

que se requiere es destruir todas las plantas de agraje.

El uso de suelos esterilizados y la desinfección de las semillas antes de la siembra también puede evitar la diseminación de enfermedades micóticas. Cuando se sabe que los insectos son portadores de enfermedades micóticas pueden lograrse buenos resultados mediante una guerra sin cuartel contra el insecto vector por medio de insecticidas o agentes biológicos.

La fumigación con sales de cobre u otros fungicidas es una técnica eficaz para impedir la diseminación de la infestación de cultivos. En cuanto a las infecciones micóticas del ser humano, el uso de medicamentos muy potentes, por ejemplo la **griseofulvina**, permiten combatir enfermedades graves. Dado que los hongos proliferan en condiciones cálidas y húmedas, mantener un ambiente seco y fresco puede inhibir el desarrollo de esos organismos.

Los genetistas vegetales han desarrollado variedades vegetales con resistencia natural, pero los

hongos también han modificado su constitución genética y, gracias a la evolución, pueden recuperar la ventaja de que disfrutaban antes.

- 30.7** Casi todas las esporas de hongos, sean de origen sexual o asexual, son diseminadas por el viento. Por el contrario, casi todas las zoosporas algáceas son diseminadas por el agua. ¿A qué cree el lector que se deba esto?

Las esporas micóticas no son flageladas y carecen de medios de locomoción. Por consiguiente, su naturaleza pasiva demanda corrientes de aire relativamente rápidas para su dispersión. Las zoosporas de las algas suelen ser flageladas. Por tanto, son capaces de desplazarse en forma eficiente y veloz a través del agua. Por otra parte, casi todas las algas son habitantes de lagos, lagunas u océanos, en tanto que, en general, los hongos comunes son terrestres.

Problemas complementarios

- 30.8** Una de las principales diferencias entre las algas y la mayoría de los hongos es que las primeras poseen a) cloroplastos. b) paredes celulares de celulosa, c)seudópodos. d) a y b. e) haustorios.
- 30.9** La porción aérea de los basidiomicetos (setas) es a) diploide. b) autotrófica. c) una estructura sexual, d) a y b. e) a y c.
- 30.10** Los micelios están formados por una maraña de a) hifas. b)seudópodos. d) paredes celulares, d) esporangios, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 30.11** La quitina se parece estructuralmente a la celulosa, con la diferencia de que posee un grupo nitrogenado en vez de un grupo —OH.
a) Verdadero, b) Falso.
- 30.12** Por lo regular, los micelios crecen lentamente, a) Verdadero, b) Falso.
- 30.13** Las esporas de hongos, sean sexuales o asexuales, suelen estar rodeadas por una resistente cubierta y poseen colores distintivos. a) Verdadero, b) Falso.
- 30.14** El LSD antagoniza con la acción de la serotonina. Esto explica el efecto psicodélico de ese derivado de la ergonovina, pues la serotonina es un neurotransmisor. a) Verdadero, b) Falso.
- 30.15** Las esporas asexuales llamadas **conidios** son muy voluminosas. a) Verdadero, b) Falso.
- 30.16** El pan sin fermentar se elabora sin a) harina, b) agua, c) sal. d) levadura, e) champiñones.

Respuestas

- | | | | |
|-------|----|-------|---|
| 30.8 | d) | 30.13 | a) |
| 30.9 | e) | 30.14 | a) |
| 30.10 | a) | 30.15 | b); su nombre proviene de la palabra griega que significa "polvo" |
| 30.11 | a) | 30.16 | d) |
| 30.12 | b) | | |

El reino Plantae

Las plantas son organismos pluricelulares autótrofos que invadieron con éxito los ambientes terrestres. Es probable que se deriven de la división algácea Chlorophyta. En cuanto las plantas se establecieron en la tierra aumentaron considerablemente sus oportunidades de realizar una fotosíntesis muy activa.

EJEMPLO 1 La cantidad de luz disponible en el medio terrestre es mucho mayor —pues sólo es filtrada por la atmósfera— que en los lagos y mares, cuyas aguas están turbias a menudo. Otro ingrediente fundamental para la fotosíntesis, el CO₂, también es más abundante y fácilmente absorbible en la tierra que en el agua. Quizá éste sea el motivo del enorme éxito que tuvieron las plantas verdes al invadir los medios terrestres vírgenes, en particular durante una época en que en los hábitat terrestres se habían establecido muy pocos enemigos de ellas.

Es muy factible que las formas de transición entre el medio acuático y el terrestre vivieran en las riberas o cerca de ellas. En tales sitios, la evaporación concentra los minerales y deja tras de sí ricos depósitos de estos. Asimismo, en las márgenes de los ríos los depósitos **aluviales** (transportados por el río) constituyen un magnífico sustrato para el establecimiento de nuevas formas vegetales.

Para la vida en los medios terrestres fueron necesarios nuevos mecanismos de reproducción. Las películas de agua permitieron a ciertas plantas apegarse a sus antiguas estrategias reproductivas acuáticas, pero conforme fueron colonizando ambientes cada vez más áridos tuvieron que modificar tales estrategias (Cap. 11).

Para que las plantas pudiesen sobrevivir en los medios terrestres también fue necesario que adquirieran mecanismos de protección contra la deshidratación.

EJEMPLO 2 La capa celular externa (epidermis) de todas las plantas terrestres está cubierta por una capa de material céreo llamado **cutina**. Aunque la cutina es secretada por las células epidérmicas individuales la cutícula total no está subdividida, sino que existe como una capa cerea ininterrumpida. Por lo común, esta cutícula repelente al agua tiene mayor grosor en las zonas más expuestas (por ejemplo,

en el haz de las hojas) que en las menos expuestas (por ejemplo, el envés de las hojas).

Hace más de 400 millones de años que las formas ancestrales de las plantas terrestres modernas empezaron a invadir el medio terrestre. Conforme fueron colonizando las principales regiones terrestres adquirieron adaptaciones que les permitieron sobrevivir. Durante las primeras fases de esa colonización ocurrió una divergencia que formó dos linajes aparte. Uno de esos grupos fue el de las **briofitas** y el otro, mucho más numeroso en la actualidad (era Cenozoica), el de las **traqueofitas** (plantas vasculares).

31.1 LAS BRIOFITAS Y EL RETO DEL MEDIO TERRESTRE

Las briofitas constan actualmente de tres grupos sobrevivientes: **musgos**, **hepáticas** y **ceratófilos**. Casi dos terceras partes del total de especies de briofitas son musgos. Aunque las briofitas han adquirido ciertamente algunas estructuras de protección (Fig. 31.1), no puede decirse que estén adaptadas para llevar una vida terrestre. Siempre requieren ambientes húmedos, sobre todo para sus ciclos reproductivos. Aunque poseen estructuras parecidas a las raíces de las plantas superiores e incluso presentan escamas clorofilianas, es evidente que no son una de las etapas evolutivas por las que tuvieron que pasar las plantas terrestres superiores. Las briofitas son mucho más comunes en los climas cálidos que en las regiones templadas y frías.

Los musgos son más numerosos y más evidentes que las demás briofitas (*bryo* significa "musgo"). Puesto que carecen de estructuras internas de sostén como las de las plantas superiores, se extienden ampliamente, mas siempre cerca del suelo. Al igual que las demás briofitas, presentan una generación gametofítica (haploide) predominante y una generación esporofítica (diploide) dependiente (Fig. 31.1). Casi todos los musgos son dioicos (poseen sexos separados), aunque algunos

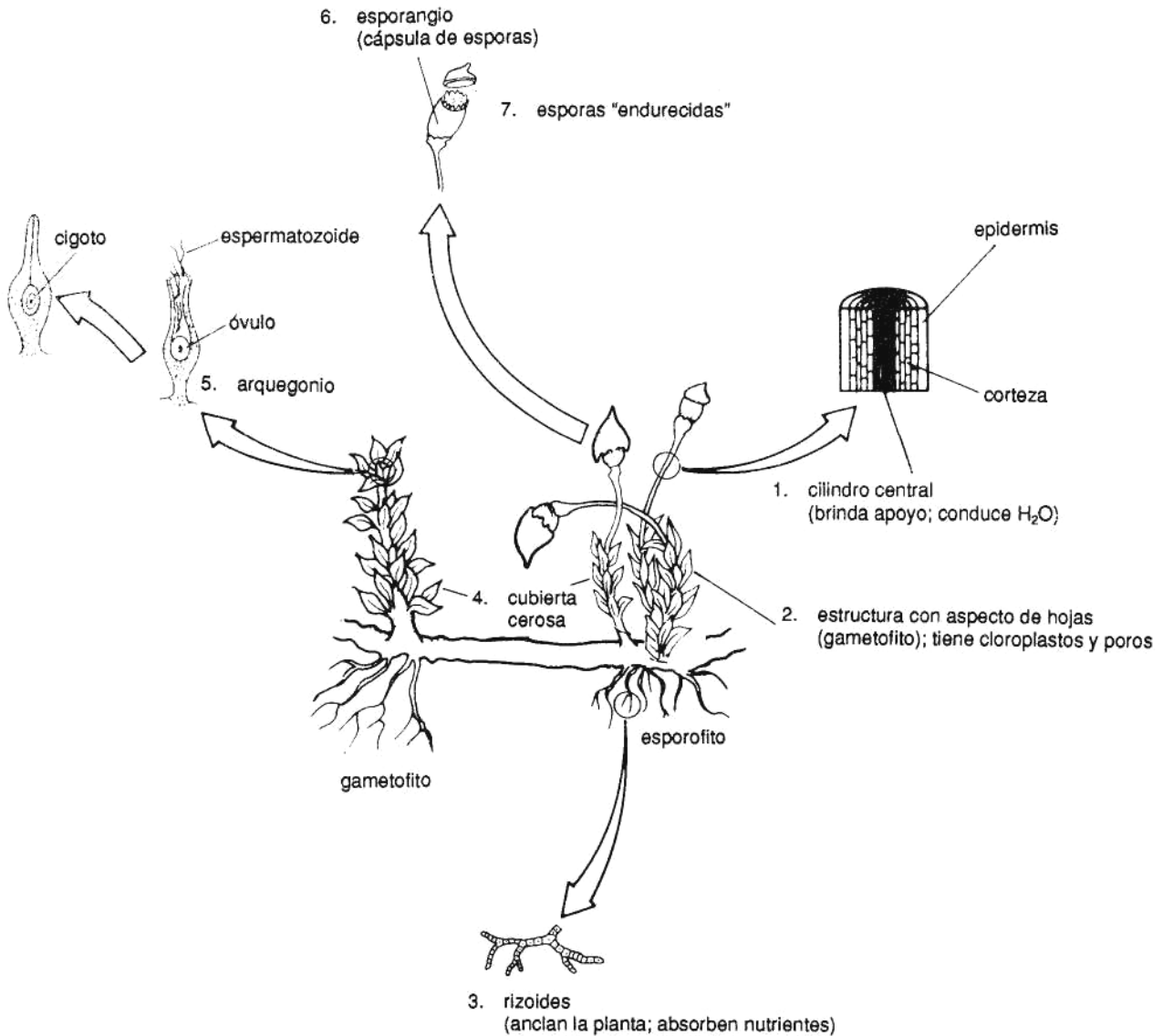


Fig. 31.1 Algunas adaptaciones de las briofitas a los ambientes terrestres.

de sus representantes son **monoicos** (poseen ambos sexos en el mismo **taló** o cuerpo vegetal).

Las hepáticas se llaman por su aspecto plano y lobulado, semejante a los lóbulos de un hígado. *Marchantia* es una hepática en la que se aprecian claramente las adaptaciones parciales de las briofitas para poder llevar una existencia terrestre (véase el Cap. 11, en particular la Fig. 11.7).

EJEMPLO 3 En *Marchantia* se observa que del talo en forma de listón se desprenden hacia el suelo varios **rizoides**, es decir, células filiformes individuales cuya función es absorber agua. Estas plantas producen espermatozoides móviles que deben nadar en una película de agua a fin de llegar a los óvulos, de modo que la humedad es indispensable para que pueda efectuarse la fecundación. Tanto los óvulos como los espermatozoides se forman dentro de receptáculos

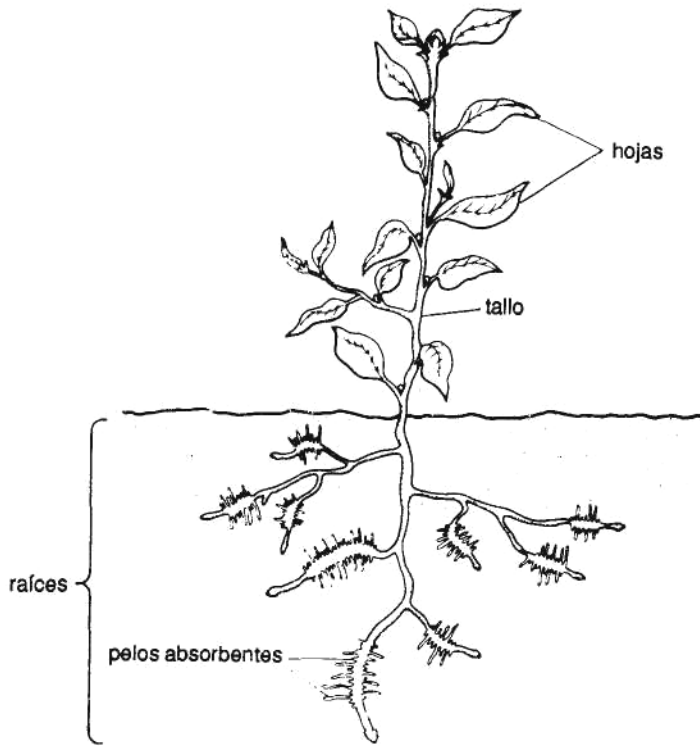


Fig. 31.2 Diferenciación básica de los tejidos de las plantas vasculares.

protectores especiales, lo cual representa una ventaja importante sobre las algas. Los espermatozoos se forman en **anteridios** y los óvulos, en **arquegonios**.

Los **ceratófilos** son un grupo menor de briofitas que posee algunas características de las plantas superiores. Su esporofito tiene aspecto de cornamenta de venado y crece encima de un gametofito plano.

31.2 LAS PLANTAS VASCULARES

Las plantas vasculares se distinguen de las briofitas en cuanto a su mejor adaptación a los medios terrestres. A diferencia del talo de los musgos y las hepáticas, el cuerpo de las plantas vasculares está dividido en partes u órganos bien definidos y que presentan especializaciones estructurales y funcionales: **raíces, tallos y hojas** (Fig. 31.2). Las estructuras reproductoras especiales de las plantas con semilla se denominan **conos y flores**.

EJEMPLO 4 Las raíces son un profuso sistema de fibras ramificadas que anclan firmemente la planta al suelo. Los delgados **pelos absorbentes** que se forman en los extremos de las raíces más jóvenes tienen como función absorber agua y minerales y conducirlos hacia el resto de la planta. Ese sistema radicular especializado aporta a las estructuras aéreas de la planta el agua necesaria para realizar la fotosíntesis. El tallo brinda a la planta la oportunidad de crecer verticalmente, llegando así a grandes alturas como en el caso de los árboles. El tejido vascular del interior de los tallos conduce materias primas vitales de las raíces hacia las estructuras periféricas y a la vez transporta alimentos procesados desde las hojas hacia las partes inferiores; al mismo tiempo, brinda a las plantas el soporte necesario para que se mantengan erectas. Las **hojas** de las traqueofitas están perfectamente adaptadas para recibir la máxima exposición al Sol, lo cual es indispensable para que cumplan sus funciones como principales agentes fotosintéticos de la planta.

Es probable que las formas evolutivas de transición entre las algas pluricelulares y las plantas vasculares

pertenezcan a la división **Psilophyta**. Estas plantas dominaron el planeta hace mucho tiempo, pero en la actualidad sólo quedan unos cuantos géneros de ellas. Las psilofitas sólo poseen algunas de las características de las plantas vasculares, pero en ellas puede apreciarse un sistema vascular primitivo. Aunque algunos botánicos consideran que las psilofitas son las formas que dieron origen a los demás tipos vasculares, otros opinan que son formas degeneradas descendientes de tipos más avanzados como los helechos.

EJEMPLO 5 *Psilotum*, un género tropical moderno, es una forma relativamente sencilla que probablemente descende de psilofitas fósiles que se extinguieron hace unos 350 millones de años. Carece de raíces verdaderas; su porción inferior es un **rizoma**, es decir, un tallo horizontal que yace paralelo al sustrato y del cual parten hacia el suelo delgados rizoides. Lo que parecen pseudohojas son en realidad pares de escamas que crecen a lo largo del tallo. Sin embargo, la presencia de haces vasculares señala al género como una verdadera traqueofita.

LICOPODIOS Y EQUISETOS

Los licopodios pertenecen a la división Lycopodophyta. Estas plantas comparten con las psilofitas algunas peculiaridades: su generación gametofítica no es fotosintética y su nutrición depende de una relación simbiótica mutualista con ciertos hongos. Las licopodofitas fueron las plantas terrestres dominantes en los pantanos que cubrieron la Tierra hace unos 300 millones de años. Ciertos grupos de licopodios extintos fueron arborescentes; lo único que conocemos son sus fósiles. Los licopodios contemporáneos, que pertenecen a más de 900 especies, son plantas pequeñas. Los representantes tropicales del grupo suelen ser **epifíticos**, es decir, crecen sobre otras plantas a las que utilizan exclusivamente como soporte estructural.

Los licopodios poseen raíces y hojas verdaderas. Su generación esporofítica es dominante, de modo que estas plantas cumplen la regla general de las traqueofitas. Las esporas que se convierten en el gametofito se forman en hojas especiales llamadas **esporofilas**.

Otra división de plantas sin semilla es la **Sphenophyta** (equisetos o colas de caballo). Estas plantas también fueron muy prósperas en épocas pasadas, pero en la actualidad están representadas por un solo género: *Equisetum*. En su mayoría son pequeñas plantas herbáceas (no leñosas) cuya altura máxima es de cerca de 70 cm. Sus tallos son huecos y articulados. Las hojas crecen como verticilos en torno a cada articulación (nudo). Los esporangios se forman en grupos en las puntas de un tallo central. Esos grupos de esporangios forman un **estróbilo** o **cono**, el cual es muy diferente de las

esporofilas de los licopodios. Este cono parece cola de caballo y a eso se debe el nombre del grupo. Los pequeños gametofitos de los equisetos son fotosintéticos y llevan una vida independiente del esporofito. Cada gametofito es monoico, de modo que forma arquegonios o anteridios.

HELECHOS

Los helechos (**Pterophyta**) son las más comunes y numerosas de las plantas sin semilla, pues comprenden más de 12 000 especies. Sus hojas son más anchas y vascularizadas que las de las licopodofitas y las esfenofitas. En los capítulos 11 y 13 se explican en detalle la anatomía y el ciclo de vida de los helechos.

Las plantas sin semillas dejaron tras de sí un legado de extensos mantos de carbón mineral formados hace más de 300 millones de años. Puesto que el carbón es resultado de la compresión de materia orgánica vegetal bajo el enorme peso de la tierra que la cubrió, los inmensos bosques que existieron en esa era generaron el combustible fósil que alimenta los modernos hornos industriales. El lapso de formación de carbón a partir de esos enormes bosques de plantas sin semilla se denomina **periodo Carbonífero**.

31.3 PLANTAS CON SEMILLA

La adquisición de semilla representó la cúspide de la adaptación al medio terrestre en el reino vegetal. En las plantas con semilla no sólo predomina el esporofito, sino que el gametofito se ha reducido hasta llegar a ser una estructura dependiente encerrada en el arquegonio del esporofito. Por otra parte, los espermatozoides flagelados de las plantas inferiores fueron sustituidos por el proceso de polinización. Fue la polinización lo que permitió que las plantas se independizaran del agua como vehículo de fecundación. Asimismo, el cigoto y el embrión en desarrollo (que se convertirá en el nuevo esporofito) dejaron de depender del agua, pues la semilla aloja al embrión dentro de una dura cubierta y lo protege con otros mecanismos.

EJEMPLO 6 La semilla contiene un esporofito parcialmente desarrollado y en estado de latericia. Está rodeado por material alimenticio de reserva y su duro integumento (piel) lo protege contra diversos tipos de estrés ambiental. La semilla y su esporofito embrionario permanecen latentes por un tiempo y luego germinan (reanudan su desarrollo) cuando las condiciones son adecuadas. Esas propiedades de la estructura reproductiva incrementan considerablemente las posibilidades de supervivencia en el hábitat terrestre, que en ocasiones es muy inhóspito.

Es muy probable que la semilla haya surgido varias veces en forma independiente en el transcurso de la evolución de las plantas. Se han descubierto "helechos" fósiles que presentan estructuras muy parecidas a las semillas de las **espermatofitas** (plantas con semilla). Las espermatofitas modernas se dividen en **angiospermas** y **gimnospermas**.

GIMNOSPERMAS

Las **gimnospermas** (de la palabra griega que significa "semillas desnudas") están agrupadas en cuatro divisiones. Es probable que las primeras gimnospermas surgieran hace menos de 400 millones de años. Las cuatro divisiones son muy diferentes entre sí, de modo que algunos botánicos consideran artificial su inclusión dentro de una misma categoría taxonómica. Se piensa que los extintos helechos con semilla (**pteridospermas**) son una quinta división de esta heterogénea categoría taxonómica. Muchos taxónomos opinan que cada una de esas divisiones constituye una clase: **Cycadophyta**, **Ginkgophyta**, **Gnetophyta** y **Coniferophyta**.

Las cicadófitas fueron particularmente abundantes en la era de los dinosaurios (era Mesozoica). Es probable que sus ancestros fueran los antiguos helechos con semilla. Las cicadas modernas tienen un extraordinario parecido a las palmas y, en general, crecen en las regiones cálidas del mundo.

En la actualidad sólo sobrevive una especie de ginkgofitas: *Ginkgo biloba*. Debido a su excepcional resistencia a la contaminación atmosférica (lo cual es magnífico si se piensa en grandes ciudades) esta especie es un árbol ornamental muy común en las zonas urbanas de Norteamérica. Los ginkgos son dioicos. Por desgracia, durante la primavera los árboles hembra emiten un insoportable mal olor relacionado con su ciclo reproductivo. Esta peculiaridad los hace inadecuados para los pequeños jardines domésticos.

Las gnetofitas comprenden tres grupos diversos de plantas tropicales o desérticas. *Gnetum* es una densa

trepadora erecta; *Ephedra* y *Welwitschia* son arbustos del desierto.

Las coniferofitas (coníferas) son el grupo de gimnospermas más notorio, sobre todo en los climas templados. Aunque fueron particularmente importantes durante la era Mesozoica, las coníferas siguen predominando en muchos bosques modernos.

EJEMPLO 7 En la costa occidental de Estados Unidos crece un tipo de coníferas denominadas **secoyas**. Estas plantas pueden alcanzar alturas hasta de 100 m y sus troncos llegan a tener hasta 4 m de diámetro. Se estima que algunas secoyas tienen cerca de 1500 años de edad. Las secoyas son gimnospermas pertenecientes al género *Sequoia*. La secoya gigante es otra especie del mismo género. Las especies de coníferas más conocidas son los pinos, los pinabetes y los abetos. En casi todos los casos, las hojas de estos árboles se han reducido a delgadas espículas o escamas planas.

La característica más prominente de las coníferas es la estructura reproductiva denominada **cono**. Los conos femeninos suelen ser más grandes que los masculinos. El pino, que es una conífera típica, forma conos masculinos y femeninos en el mismo árbol. El ciclo de vida del pino es similar en muchos aspectos a los ciclos de vida de las angiospermas, los cuales se estudiaron en el capítulo 11.

EJEMPLO 8 Cada una de las escamas del cono de los pinos es una esporofita que forma un esporangio (llamado **núclea** en el cono femenino). El esporangio del cono masculino produce meióticamente un gran número de **microsporas** haploides, cada una de las cuales se convierte en un grano de polen alado y envuelto por una dura cubierta. Dentro de esos granos de polen, el núcleo haploide se divide por mitosis para formar cuatro células. Estas cuatro células haploides son todo lo que queda del gametofito masculino (llamado **microgametofito**) e incluso dos de ellas se degeneran. Las dos células restantes se conocen como **célula del núcleo generativo** y **célula del tubo** (núcleo). Las funciones de cada una se explican más adelante.

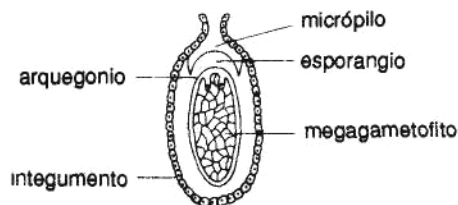


Fig. 31.3

Cada esporangio del cono femenino está rodeado por un integumento que presenta un micróplio (orificio muy pequeño) en uno de sus extremos (Fig. 31.3). Dentro del esporangio se forman cuatro **megasporas** haploides, tres de las cuales se degeneran. Luego de una serie de divisiones mitóticas, las cuatro megasporas dan lugar al gametofito femenino, una masa pluricelular haploide denominada **megagametofito**. Poco después, este gametofito femenino produce varios arquegonios en su extremo micropilar. Cada uno de ellos se convierte en una célula ovular. El conjunto total formado por el integumento, el esporangio y el megagametofito recibe el nombre de **óvulo**.

Cuando un grano de polen entra en el micróplio femenino y hace contacto con el esporangio forma un tubo polínico que penetra en este último. Los dos núcleos del polen ingresan en el tubo y el núcleo generativo se divide. (La célula del tubo se relaciona con la formación del tubo polínico y no se divide.) Uno de los núcleos resultantes vuelve a dividirse y produce dos células espermáticas móviles. Cuando el tubo polínico llega al arquegonio, una de esas células espermáticas fecunda al óvulo. El cigoto se convierte en embrión dentro del megagametofito, el cual permanece en el esporangio. Finalmente, el óvulo es expulsado en forma de semilla (integrada por una cubierta derivada del integumento, el material alimenticio aportado por el megagametofito y, por último, el embrión).

ANGIOSPERMAS

Los más prósperos y comunes de todos los vegetales son las plantas con flor (angiospermas), cuyas semillas se forman dentro de un "vaso" (ovario). Surgieron hace más de 100 millones de años durante el periodo Cretácico de la era Mesozoica y se convirtieron en las plantas terrestres dominantes al llegar la era Cenozoica o moderna. En tanto que las estructuras reproductivas de las gimnospermas son conos en cuyas escamas expuestas están los óvulos o futuras semillas, las estructuras reproductivas de las angiospermas son flores que encierran por completo a las futuras semillas. Las subsecciones longitudinales del pistilo (la estructura más interna de la flor y en la cual están encerradas las estructuras reproductivas femeninas) se denominan **carpelos**. Estos surgieron probablemente como un repliegue de esporofitas que dio origen al ovario, al estilo y al estigma (Cap. 11).

Existen cerca de 175 000 especies de angiospermas. Las que son polinizadas por insectos suelen tener pétalos grandes vivamente coloreados y en general emiten alguna fragancia. Las angiospermas han tenido un éxito notable en todos los hábitat terrestres y lacustres (lagos y lagunas), mas cuentan con muy pocos representantes marinos. A pesar de que casi todas son autotróficas, algunas no poseen clorofila y viven como saprofitas. Unas cuantas especies se convirtieron en parásitos.

Las angiospermas que sólo viven una temporada se denominan **anuales**. Las que prosperan durante dos

temporadas se llaman **bienales**; por ejemplo, la zanahoria. Las **perennes** son plantas que viven varios años.

31.4 IMPORTANCIA ECONÓMICA DE LAS PLANTAS

Las plantas son, al parecer, fuente inagotable de beneficios para el ser humano. A través de sus raíces, tallos, hojas e incluso flores, las 250 000 especies de angiospermas ofrecen alimento a casi todo el mundo animal.

EJEMPLO S Entre las **dicotiledóneas** cabe señalar a la familia **Rosaceae**: rosas, fresas, cerezas y almendras. A esta familia pertenecen algunas de las frutas y plantas ornamentales más comunes. La alfalfa, el frijol, el trébol, los chícharos, etcétera constituyen la familia **Leguminosae**. La fijación bacteriana de nitrógeno en las raíces de muchas de estas plantas las hace especialmente importantes para la agricultura. A esta familia pertenecen también muchas de las legumbres y los alimentos básicos que integran la principal línea agrícola de las naciones desarrolladas. Todos los cítricos son miembros de la familia **Rutaceae**. A la familia **Cruciferae** pertenecen la mostaza, la col, la coliflor y el brócoli. Por su parte, las calabazas, guajes, calabacitas, pepinos y melones constituyen la familia **Cucurbitáceas**.

La familia más importante de **monocotiledóneas** es la **Gramineae**, que incluye los pastos y cuenta con más de 5000 especies. A esta familia pertenecen el bambú, el trigo, el maíz, la cebada y el fleo (un pasto forrajero). Este es el grupo más importante de plantas alimenticias. Otros ejemplos de monocotiledóneas son la pina (**Bromellaceae**) y el datilero (**Palmales**).

Muchas angiospermas son **herbáceas**, es decir, plantas relativamente pequeñas y de tallo tierno. En su mayoría son anuales, aunque también las hay bienales e incluso perennes.

Muchas medicinas provienen de las plantas. Por ejemplo, la quinina se obtiene de la corteza del cascarillo; la digital se extrae de la planta del mismo nombre.

Aunque las fibras sintéticas son la materia prima más utilizada en la actualidad para la confección de telas, aún siguen usándose fibras naturales como el lino (familia **Linaceae**) y el algodón para la manufactura de ropa, cortinas, vestiduras para muebles, etc.

Las aplicaciones decorativas de las plantas van desde enormes extensiones paisajistas, en las que se incluyen grandes conjuntos de árboles, flores y arbustos, hasta el sencillo arreglo que se pone en un florero.

La madera tiene infinitas aplicaciones en la construcción de muebles y casas y es una fuente alternativa de energía incluso en países como Estados Unidos, donde el uso de leña ha resurgido a causa de la inestabilidad de los precios del petróleo. Sin embargo, en muchos países es la única fuente de energía (lo que ha

ocasionado grandes deforestaciones y eso, a la vez, se ha traducido en erosión e inundaciones). Incluso el carbón mineral es un producto vegetal (aunque proveniente de árboles arcaicos y de traqueofitas aún más primitivas).

El mundo vegetal es fuente de miles de sustancias químicas industriales: plásticos, trementina, taninos y hule natural para mencionar unos cuantos. (Aunque en la actualidad se produce en forma sintética, el hule se elaboraba originalmente con el látex extraído del árbol del chicle.)

31.5 LA REVOLUCIÓN VERDE

A finales de la Segunda Guerra Mundial, Norman Borlaug inició, con el apoyo de la Rockefeller Foundation, una serie de estudios genéticos sobre diversas gramíneas que condujeron al desarrollo de variedades enanas de alto rendimiento. Más adelante, el trabajo de este científico fue expandido con el patrocinio de la Food and Agriculture Organization (FAO) de las Naciones Unidas. Esto dio por resultado el envío de variedades especiales de trigo y arroz a los países subdesarrollados que enfrentaban grandes hambrunas. La siembra intensiva de esas

variedades agrícolas básicas aumentó en forma considerable la producción de alimento en esas regiones. De hecho, el programa tuvo tanto éxito que se hizo famoso con el nombre de revolución verde. La producción de alimentos en algunas regiones de Asia se cuadruplicó al llegar la revolución verde.

Sin embargo, la obtención de variedades productoras de granos de mayor tamaño trajo consigo la necesidad de apoyar ese crecimiento mediante la aplicación de generosas dosis de fertilizantes. En general, esos fertilizantes son productos sintéticos obtenidos del petróleo. También fue necesario aplicar grandes cantidades de plaguicidas. Por tanto, si el agricultor carecía de DDT o de algún otro insecticida a base de hidrocarburos clorados, hordas de insectos destruían sus cultivos mientras crecían en el campo o poco después de ser cosechados y almacenados en silos. La revolución verde implicó una movilización total de maquinaria, productos químicos y recursos humanos a fin de alcanzar el éxito. (Véase el Prob. 31.7, en el cual se presentan los problemas generados por la revolución verde.)

Se siguen realizando estudios de hibridación con el trigo, el maíz y el arroz en sitios como el Instituto Internacional de Investigación del Arroz en las Filipinas y el Centro Internacional de Mejoramiento del Maíz y el Trigo (CIMMYT) en México.

Problemas resueltos

31.1 ¿Qué pruebas se tienen de que las plantas verdes se derivaron de las clorofitas (algas verdes)?

Todas las plantas comparten con las clorofitas la presencia de las clorofilas *a* y *b*. Por otra parte, también contienen *p*-caroteno como pigmento fotosintético secundario. En casi todos los casos, el principal carbohidrato de almacenamiento es el almidón. A diferencia de los hongos, las clorofitas y las plantas poseen paredes celulares hechas principalmente de celulosa, aunque en algunos casos están presentes otras sustancias.

Estas semejanzas bioquímicas son complementadas por un patrón idéntico de citocinesis. Esto significa que en el centro de la célula en división se forma una placa celular que acaba por dividir el citoplasma en dos compartimientos. Es muy poco probable el surgimiento independiente de una característica tan fundamental como ésta en dos linajes no emparentados. Asimismo, en ambos grupos los cloroplastos tienen sus granos dispuestos a modo de pilas.

31.2 Durante la transición hacia los hábitat terrestres, todas las plantas adquirieron la cutícula cerosa

impermeable al agua que cubre toda su superficie. ¿Entonces cómo es posible que estas plantas intercambien vapor de agua y otros gases con el medio?

Las superficies de todas las plantas están salpicadas de poros que comunican el medio interno con el externo (entorno) y permiten el intercambio gaseoso. Los poros de las briofitas siempre están abiertos, de modo que hay peligro de deshidratación. Esta característica de las briofitas, junto con la necesidad de agua para que sus espermatozoides flagelados puedan nadar hacia el óvulo situado en el arquegonio, es lo que dicta su dependencia de los ambientes húmedos.

Los poros de las traqueofitas, llamados estomas, se encuentran rodeados por células ocluseras que se abren y cierran periódicamente. Durante los periodos de actividad fotosintética intensa, las células ocluseras se hinchan como resultado de la acumulación de azúcares y eso hace que los estomas permanezcan abiertos. De ese modo entran CO_2 y otros gases al mismo tiempo que se difunde oxígeno hacia afuera (todo el que la planta no necesita). Por la noche, cuando la actividad fotosintética es mínima,

las células ocluseras se ponen flácidas y ocluyen el orificio estomatal. Esta flexibilidad de los estomas abiertos y cerrados es un factor importante en cuanto se refiere a la capacidad de los helechos y las plantas con semilla para adaptarse a los hábitat terrestres.

- 31.3** Puesto que las briofitas carecen de muchas de las características de las traqueofitas (plantas vasculares), ¿cómo han logrado sobrevivir en el medio terrestre?

Las briofitas sólo pueden vivir en lugares relativamente húmedos y no han podido invadir las regiones áridas del planeta. Por lo general son muy bajas, lo que evita en gran medida que el viento las deshidrate. Al igual que otras plantas, poseen una cutícula impermeable al agua que aminora la pérdida de ese líquido. Sin embargo, los poros dispersos en la superficie siempre están abiertos y constituyen una vía para absorber el agua del aire húmedo circundante. El gametofito de muchos musgos se comporta como esponja, de modo que absorbe y retiene agua.

A pesar de que las briofitas carecen de raíces, tallos y hojas verdaderos poseen estructuras rudimentarias que realizan algunas de las funciones de esos órganos (que sólo están presentes en las traqueofitas). Sus rizoides son prolongaciones unicelulares piliformes que anclan el gametofito al suelo, aunque es probable que también participen secundariamente en la absorción de agua.

Tanto las escamas con aspecto de hoja que se observan en los musgos como los lóbulos de las hepáticas contienen clorofila y son los principales sitios de fotosíntesis, de modo que las briofitas cuentan con parte de la independencia que se observa en las plantas superiores. Su grueso cuerpo (talo) les brinda sostén y quizá también sirve como estructura de almacenamiento de sustancias nutritivas. El esporofito es una estructura dependiente situada encima o adentro del gametofito; por eso, aunque en general tiende a crecer verticalmente no tiene que enfrentar los problemas relacionados con obtener por su cuenta alimento, agua y un sitio abrigado para crecer.

- 31.4** Compare los helechos con las angiospermas en cuanto a adaptación al medio terrestre.

Los helechos y las gimnospermas son por igual traqueofitas. Es decir, son plantas vasculares con capacidad para transportar agua, minerales y sustancias orgánicas de sus raíces a los tallos y hojas y viceversa. Desde luego, lo anterior sólo ocurre en el esporofito de los helechos. En cuanto a su adaptación al medio terrestre, el gametofito de vida libre se encuentra tan limitado como las briofitas. En las gimnospermas no existe gametofito de vida libre. Esta fase del ciclo de vida se encuentra protegida en el interior del esporofito. La formación de una semilla alada, con su resistente cubierta externa y su reserva interna de alimento, proporciona a las gimnospermas

otra ventaja sobre los helechos en lo referente a su adaptación a una existencia terrestre. En el caso de las coníferas, la presencia de hojas en forma de aguja (acículas) impide la pérdida de agua, lo cual constituye una ventaja definitiva en los hábitat áridos.

- 31.5** ¿En qué se diferencian las angiospermas de las gimnospermas?

En primer lugar, las semillas de las angiospermas, que son una división perfectamente adaptada y de evolución más reciente, están encerradas dentro de una cámara protectora: el **ovario**. El ovario maduro con todo y sus semillas se denomina fruto. El fruto no sólo envuelve a las semillas, sino que las ayuda a dispersarse. Dicho fruto es transportado o devorado por animales que migran a sitios distantes y se llevan consigo las semillas; tarde o temprano, el animal las deja caer o las expulsa de su aparato digestivo.

Por otra parte, la formación de la semilla de las angiospermas es un poco diferente. Uno de los núcleos espermáticos del tubo polínico se fusiona con el núcleo ovular para constituir el cigoto. El segundo núcleo espermático se fusiona con dos núcleos haploides del gametofito (saco embrionario) para producir el endospermo triploide, tejido muy importante como fuente interna de alimento en semillas como la del maíz.

El único mecanismo de polinización (transporte de polen hacia las estructuras femeninas) de las gimnospermas es eólico (por medio del viento). Por el contrario, las angiospermas pueden ser polinizadas por la vía eólica y la zoófila (por animales). Aunque se ha recalcado el papel de los insectos como polinizadores, estudios recientes sugieren que los ratones y otros pequeños mamíferos también son polinizadores importantes, sobre todo en el caso de las plantas tropicales.

Una de las principales modificaciones internas de las angiospermas es el desarrollo de células xilemáticas especializadas —**vasos y fibras**— aparte de las traqueidas. Los vasos tienen particular importancia porque son células columnares de grueso calibre que se anastomosan (fusionan) extremo con extremo. Una vez que se degenera su contenido celular se convierten colectivamente en largos tubos que facilitan la conducción de agua dentro de la planta. Por su parte, las fibras sólo brindan soporte. En el caso de las coníferas, la presencia exclusiva de traqueidas como elementos xilemáticos representa una condición más primitiva.

- 31.6** Las plantas con flores perfectas (flores que contienen estambres y pistilos) evitan la autopolinización gracias a que el pistilo es más largo que los estambres o a que las estructuras masculinas y femeninas maduran en forma asincrónica. ¿A qué cree el lector que se deba el surgimiento evolutivo de esos mecanismos inhibitorios?

Esas adaptaciones deben impedir la pérdida de variabilidad genética resultante de la autofecundación.

- 31.7 ¿Cuáles diría el lector que son los puntos más débiles de la revolución verde?

Para empezar, la siembra a gran escala de una sola variedad de arroz o trigo aumentó la vulnerabilidad de estos cultivos a determinadas enfermedades y plagas. Las variedades enanas especiales de arroz y trigo solían ser cultivadas simultáneamente por miles de agricultores en extensas zonas de Asia y África. Por tanto, si la variedad sufría algún contratiempo cabía la posibilidad de que naciones enteras perdieran su alimento básico.

Uno de los primeros elementos de decepción fue el hecho de que los voluminosos granos de las variedades enanas eran más ricos en carbohidratos, pero no más ricos en proteínas. Esto fue grave porque en las regiones más pobres del mundo la falta de proteínas en la alimentación es lo que pone en peligro la vida de miles de seres humanos. Enfermedades como el kwashiorkor tienen por causa principal una deficiencia proteínica y no la privación de alimentos calóricos. Investigaciones subsecuentes produjeron variedades con mayor rendimiento proteínico; uno de los logros más significativos fue el incremento de la concentración de aminoácidos esenciales como la Usina.

El éxito de la revolución verde dependía de la mecanización de la agricultura y del uso en gran escala de fertilizantes y plaguicidas. Esa mecanización exigía que las naciones en vías de desarrollo se volvieran dependientes de la superabundancia y la capacidad industrial de los países desarrollados. Esa dependencia de las naciones que "no tenían" respecto a las que "sí tenían" produjo en muchos casos tensiones políticas que pusieron en peligro

una relación que debía ser forzosamente de cooperación.

Durante la década de 1970 empezaron a escasear los fertilizantes de origen petroquímico al elevarse repentinamente los precios del petróleo. A pesar de que muchos de los principales países productores de petróleo estaban aliados políticamente con las naciones que dependían de la revolución verde, pocos de ellos hicieron los ajustes necesarios en los precios y los fertilizantes se convirtieron en el cuello de botella de los programas de desarrollo.

Otra de las debilidades de la revolución verde salió a la luz cuando el mundo empezó a darse cuenta de que plaguicidas como el DDT son peligrosos y se difunden rápidamente por toda la biosfera. Hasta la fecha se desconocen los efectos específicos de esos productos sobre el ser humano, pero los daños que sufrieron los ecosistemas fueron muy evidentes. Varias especies de aves, en particular los buitres y otros carroñeros, aún se encuentran al borde de la extinción debido a los efectos del DDT sobre el mecanismo de secreción del cascarón de sus huevos. Puesto que el DDT interfiere el metabolismo del calcio en el aparato reproductor de estas aves, sus huevos se rompen al empollarlos. El gobierno de Estados Unidos prohibió el uso del DDT en esa nación, mas sigue permitiendo su fabricación con fines de exportación.

Si bien es cierto que la revolución verde ha tenido éxito en lo que se refiere al incremento del rendimiento de granos básicos, lo más que puede decirse de ella es que es una solución temporal a menos que empiece a ejercerse un control eficaz del crecimiento de la población humana y se establezca un equilibrio adecuado entre la cantidad de alimentos disponibles y las nuevas bocas por alimentar. Lamentablemente, el requisito de todo programa eficaz de control de la natalidad es una mayor estabilidad de los gobiernos.

Problemas complementarios

- 31.8 Una sustancia que impregna las paredes celulares de las traqueofitas y que les da la rigidez estructural necesaria es a) el tanino, b) la quitina, c) la lignina, d) el néctar, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 31.9 ¿Cuáles de las siguientes características son comunes a las clorofitas y a las plantas superiores? a) placas celulares, b) granos en los cloroplastos, c) almidón como almacén de combustible, d) celulosa en las paredes celulares, e) todas las opciones anteriores.
- 31.10 Los arquegonios son estructuras menos prominentes en a) los musgos, b) las hepáticas, c) los helechos, d) las coníferas, e) las angiospermas.
- 31.11 Se observan espermatozoides flagelados móviles en a) los helechos, b) las briofitas, c) las coníferas, d) a y b, e) b y c.
- 31.12 Las yemas presentes en los cálices gemíferos de *Marchantia* son en realidad a) gametos masculinos, b) gametos femeninos, c) esporas asexuales, d) granos de polen, e) gametofitos reducidos.
- 31.13 Los rizoides contienen traqueidas. a) Verdadero, b) Falso.

- 31.14** **Heterosporia** se refiere a la producción (en una planta o alga) de dos clases distintas de esporas, una de las cuales da origen al gametofito femenino y otra al masculino.
a) Verdadero, b) Falso.
- 31.15** Cada soro de los helechos contiene muchos esporangios.
a) Verdadero, b) Falso.
- 31.16** Los ginkgos son monoicos (hermafroditas).
a) Verdadero, b) Falso.
- 31.17** El pino es una gimnosperma, pero el arce y el encino son angiospermas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 31.18** Los vasos y las fibras son elementos xilemáticos presentes en las gimnospermas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 31.19** Las hojas de las monocotiledóneas tienen venación paralela, en tanto que las de las dicotiledóneas poseen venación en forma de red.
a) Verdadero, b) Falso.
- 31.20** El crecimiento leñoso secundario de las angiospermas se observa con más frecuencia en las dicotiledóneas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 31.21** Es probable que los patrones pigmentarios maculados de los pétalos de algunas flores sirvan para atraer a los insectos e incluso para ayudarlos a orientarse hacia las estructuras reproductoras de la planta.
a) Verdadero, b) Falso.
- 31.22** El arroz y el trigo son dicotiledóneas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 31.23** Norman Borlaug fue el inventor del DDT.
a) Verdadero, b) Falso.
- 31.24** Al estudiar las plantas, conforme se pasa de las briofitas a los helechos y de las gimnospermas a las angiospermas puede apreciarse un predominio cada vez mayor de la generación esporofítica.
a) Verdadero, b) Falso.
- 31.25** Las células del xilema cumplen sus funciones en forma más adecuada después de muertas.
a) Verdadero, b) Falso.
- 31.26** Puesto que poseen vasos en sus tallos leñosos y exhiben una considerable reducción del gametofito femenino, las gnetofitas (un grupo de gimnospermas primitivas) son un posible eslabón de la cadena que condujo hacia las angiospermas.
a) Verdadero, b) Falso.

Respuestas

- | | | | |
|-------|-----------------------|-------|--|
| 31.8 | d) | 31.18 | b); surgió en las angiospermas |
| 31.9 | e) | 31.19 | a) |
| 31.10 | e) | 31.20 | a) |
| 31.11 | d) | 31.21 | a) |
| 31.12 | c) | 31.22 | b); ambos son gramíneas monocotiledóneas |
| 31.13 | b); no son vasculares | 31.23 | b) |
| 31.14 | a) | 31.24 | a) |
| 31.15 | a) | 31.25 | a) |
| 31.16 | b) | 31.26 | a) |
| 31.17 | a) | | |

El reino Animalia

Los animales son organismos eucarióticos pluricelulares que se caracterizan por sus hábitos alimenticios: se nutren devorando otros organismos vivos. Muchos de ellos cazan a otros animales y reciben el nombre de **carnívoros**. Otros se alimentan de plantas y se les denomina **herbívoros**.

EJEMPLO 1 Una leona acecha una manada de impalas y caza uno de los Individuos más lentos. Luego comparte el alimento con otros miembros de su grupo (manada de leones). En este caso, la leona es el **depredador** (cazador) y el impala es la **presa** (la caza). Los restos dejados por los leones son consumidos por **carroñeros** como los buitres

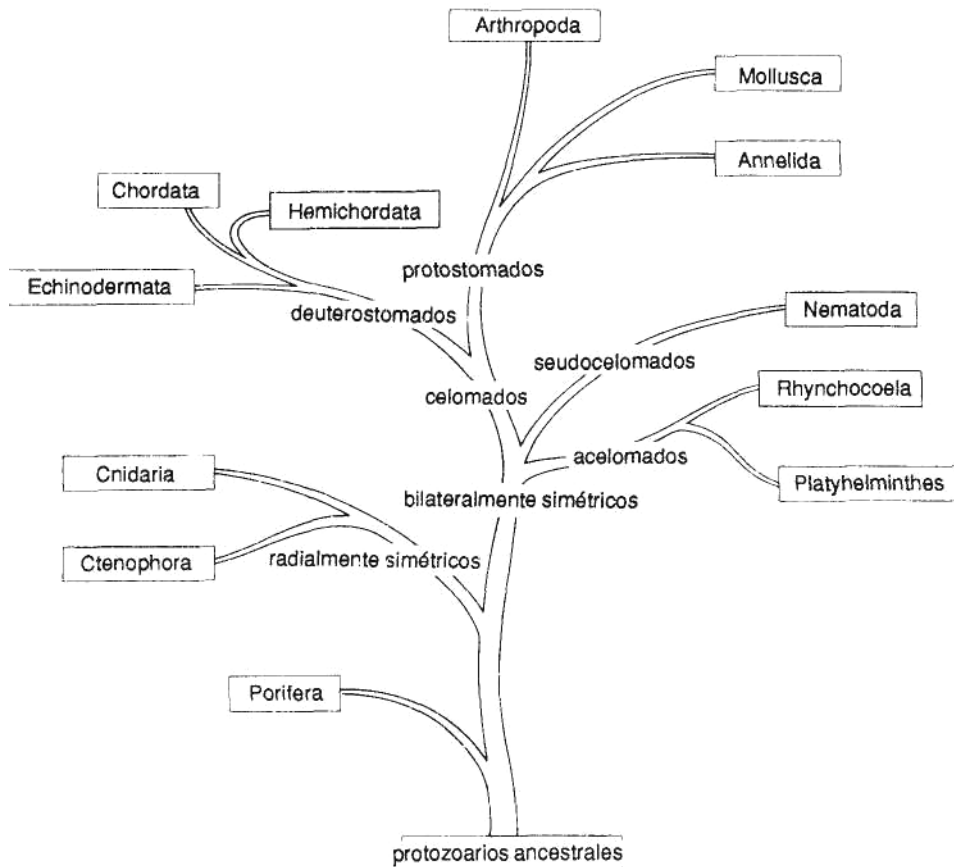


Fig. 32.1 Filogenia del reino Animalia.

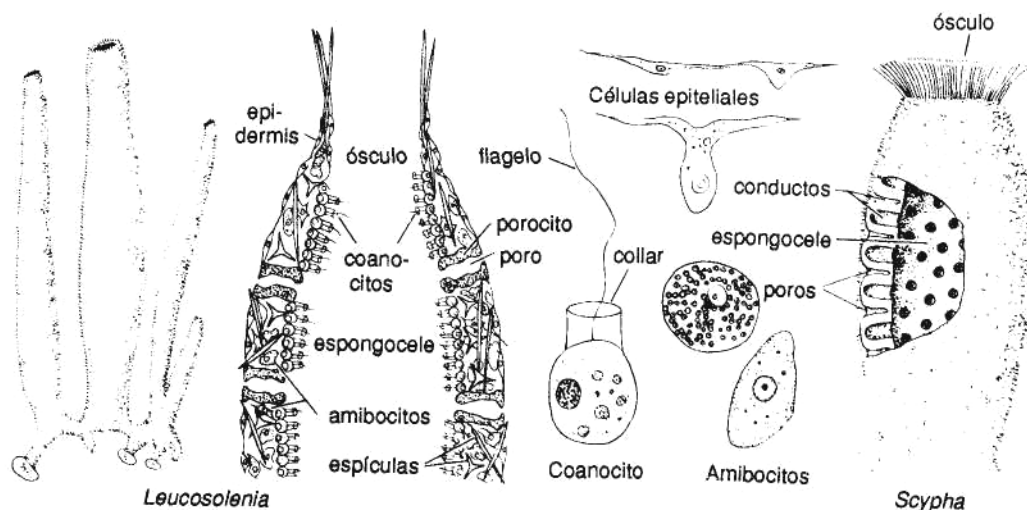


Fig. 32.2 La estructura de las esponjas sencillas. (De Storer y cols., adaptado de Hyman.)

(Cap. 26). A su vez, los impalas pacen en la hierba, de modo que son herbívoros.

Los seres humanos pertenecen al subphylum **Vertebrata** del phylum Chordata. Los vertebrados o animales con columna vertebral constituyen un 5% del reino animal, pero tienen un lugar prominente en la vida de los seres humanos. Los demás animales se clasifican como **Invertebrados**.

32.1 SUBREINO PARAZOA: LAS ESPONJAS

El reino animal se subdivide intencionalmente en grupos que reflejan las relaciones evolutivas de los linajes más importantes (Fig. 32.1). Las **esponjas** se encuentran agrupadas en el subreino **Parazoa**, en tanto que otros animales, derivados supuestamente de rama evolutiva de protistas, integran el subreino **Eumetazoa**.

Las esponjas son organismos sésiles (permanecen fijas e inmóviles) en forma de saco pertenecientes al phylum **Porifera**. El nombre de este phylum proviene de la anatomía de la esponja (Fig. 32.2), pues en la superficie se observan numerosos poros. El agua absorbida a través de dichos poros circula dentro de la cavidad interna (espongocele) del cuerpo de la esponja y sale a través de un **orificio** excurrente (ósculo). Las partículas alimenticias suspendidas en el agua son fustradas por células especializadas a las que se denomina **coanocitos o células de collar**.

A pesar de que las esponjas son clasificadas como animales pluricelulares exhiben menor integración y

especialización de funciones que otros grupos animales. Carecen de organización tisular y sus células son las unidades primarias de estructura y función. Su cuerpo consta de dos capas, una epidermis externa y un revestimiento interno formado principalmente por coanocitos. Entre ambas capas existe un compartimiento gelatinoso llamado **mesohilo**.

La mayoría de las esponjas son marinas, pero algunas especies habitan en agua dulce. Existen más de 10 000 especies de esponjas, las cuales presentan gran variedad de formas y tamaños. Algunas ostentan vistosos colores y adornan los fondos marinos. Además de ser utilizadas como artículos de aseo personal, las esponjas producen antibióticos y una sustancia química que se emplea, una vez modificada, en la quimioterapia contra el cáncer. Las esponjas se desintegran al pasarlas por una malla; no obstante, sus células individuales son capaces de reagruparse para formar otra vez la esponja entera. Esto es prueba de la autonomía de sus células individuales.

Dentro del phylum Porifera existen cuatro clases, las cuales se dividen con base en características como la naturaleza de las espículas inorgánicas (estructuras espinosas de soporte) que se depositan en el mesohilo.

EJEMPLO 2 El esqueleto de la clase **Calcárea** está formado por espículas de carbonato de calcio. La clase **Demospongiae**, que incluye más del 90% de las especies de esponjas, posee espículas que contienen compuestos de silicio. Estas espículas se combinan a menudo con **espongina** (fibras de colágena muy resistentes). Las esponjas de cristal (**Hexactinellidae**) reciben este nombre porque sus espículas silíceas (que contienen silice) de seis radios parecen hechas

de cristal. Las esponjas de la clase Sdaerosponglae también tienen espículas silíceas depositadas encima de una densa red de carbonato de calcio.

32.2 RADIATA: CNIDARIA Y CTENOPHORA

Por arriba del nivel de las esponjas, los animales se dividen en dos amplios grupos con base en la simetría de su cuerpo: radial y bilateral. Los phyla de simetría radial, Radiata, poseen una boca o hueco central alrededor del cual se dispone radialmente el resto de los órganos.

Los radiados incluyen dos phyla: Cnidaria (celenterados) y Ctenophora (medusas de peines). Ambos phyla están formados por individuos que presentan: dos capas

celulares, **simetría radial y cavidad gastrovascular (celenterón)**. Dicha cavidad funciona como estructura digestiva. El alimento entra por la boca y lo que no es digerido sale de nuevo por la boca. Mientras que las esponjas son **filtradoras** de alimento, los celenterados y las medusas de peines son capaces de ingerir grandes partículas alimenticias y hacer circular a través de todo el cuerpo el alimento digerido.

Los radiados cuentan con un **nivel de organización tisular**. Células nerviosas especializadas integran una red nerviosa que puede abarcar todo el cuerpo del organismo. En las uniones nerviosas o sinapsis no se observa polaridad, ya que los impulsos parecen desplazarse en cualquier dirección a través de ellas. Las **células epitelio-musculares** forman un tejido contráctil que en realidad se deriva de la capa celular externa (ectodermo).

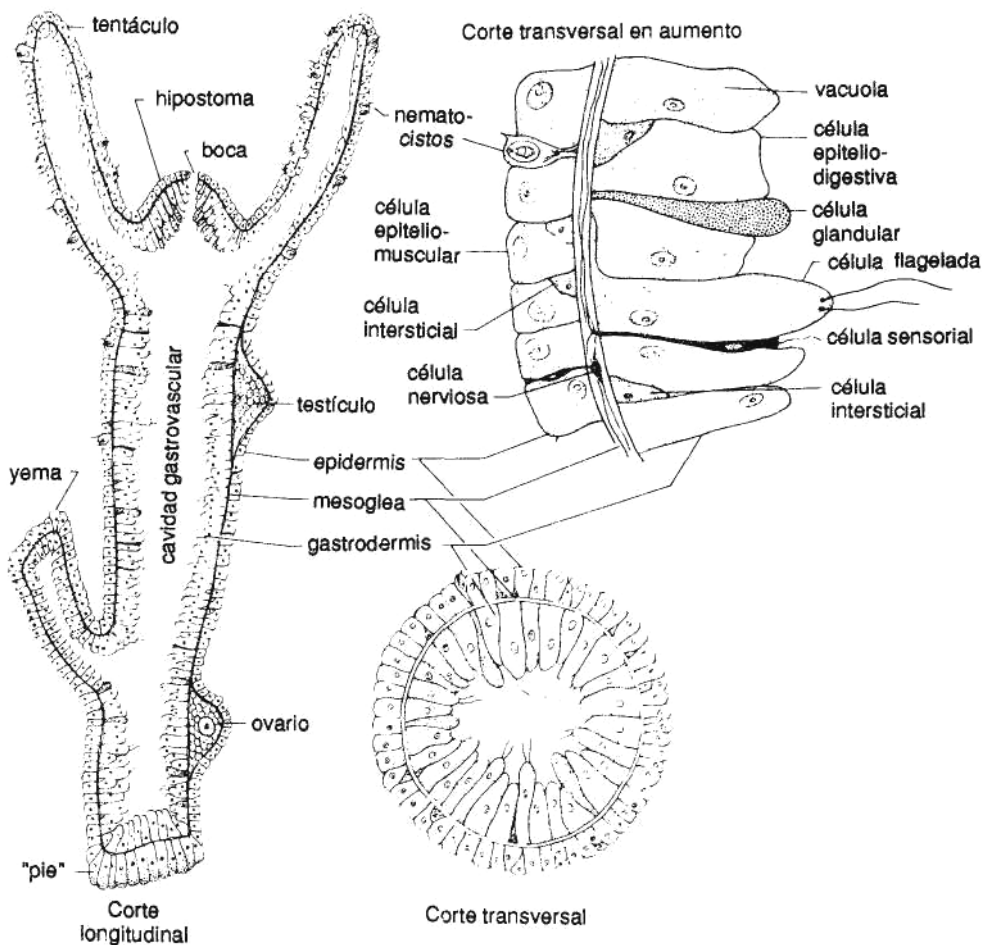


Fig. 32.3 Plan corporal de *Hydra*, un cnidario. (De Storer y cols.)

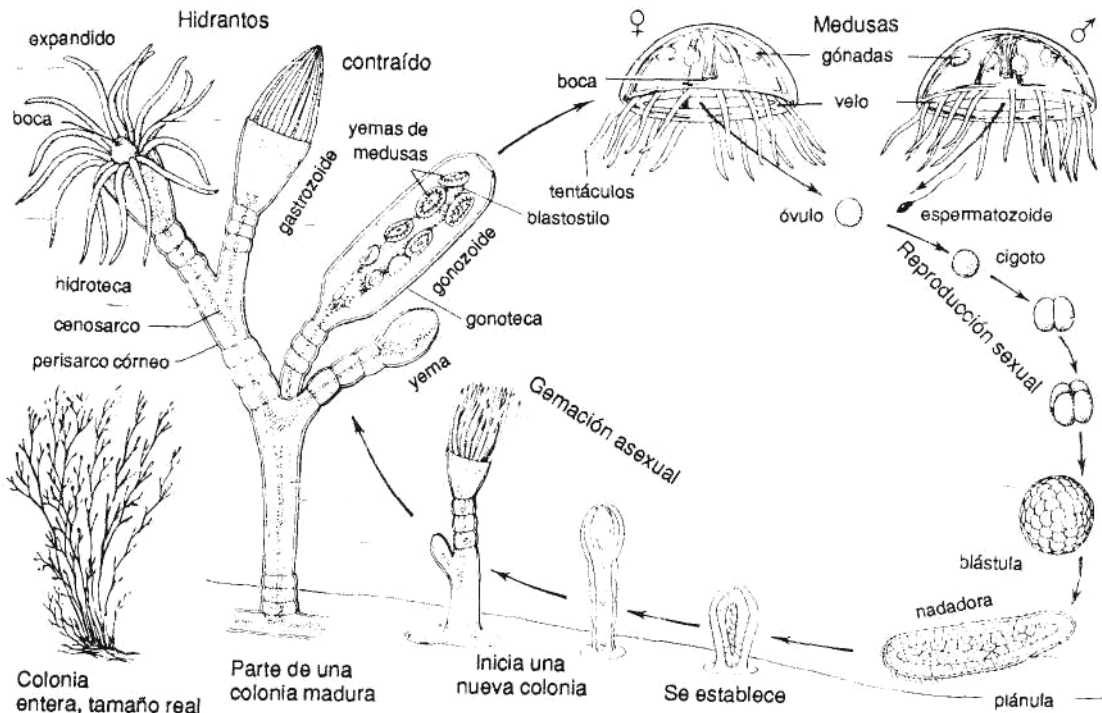


Fig. 32.4 Alternancia entre las fases polipoide y medusoide en *Obelia*, un hidrozooario. (De Storer y cols., modificado de Wolcott.)

CNIDARIA

Un rasgo notable de los cnidarios y al cual debe el phylum su nombre es la posesión de **cnidocitos**. Estas células especializadas se ubican en los tentáculos y en algunas otras partes de la pared corporal principal y contienen un tubo en forma de espiral comprimido dentro de una cápsula y llamado **nematocisto** (Fig. 32.3). Al ser estimulados, los cnidocitos "disparan" sus nematocistos, los cuales pueden pinchar y enredar a las presuntas presas. Los nematocistos también sirven como estructuras de sujeción.

Las casi 10 000 especies de cnidarios se agrupan en tres clases principales y una menor: las principales son **Hidrozooa** (las hidras), **Scyphozooa** (las medusas) y **Antozooa** (los corales y anémonas de mar), en tanto que la menor es la clase **Cubozooa** (aguamalas). En la mayoría de los ciclos de vida de los hidrozooarios se alternan dos formas corporales muy bien diferenciadas: una como **pólipo** y otra como **medusa** (Fig. 32.4). Los escyfozooarios se caracterizan porque en ellos predomina claramente la fase de medusa, la **mesoglea** (matriz entre el ectodermo y el endodermo) es gruesa y ocasionalmente celular y todos sus representantes son marinos. Los antozooarios (animales tipo flor), que constituyen la más grande y variada de las tres clases de cnidarios, no

presentan fase medusoide y poseen cuerpos cilíndricos, grandes y carnosos. A ellos se deben los arrecifes coralinos que se encuentran en los mares cálidos.

EJEMPLO 3 Numerosos arrecifes coralinos se han formado con los duros esqueletos calizos de los antozooarios. Aunque algunos de estos cnidarios viven como organismos solitarios, por lo regular forman densas colonias. Todos son pólipos, pero se cree que sus ancestros también presentaban la fase medusoide. Al ir muriendo cada generación de pólipos, la siguiente construye una nueva capa de material calcáreo (que contiene calcio) encima de aquella. Es frecuente que los restos de esos esqueletos tengan vivos colores y formas muy intrincadas.

En muchas formaciones coralinas, los esqueletos de los cnidarios forman solamente un armazón. Es decir, la mayor parte del material del arrecife es aportado por otros invertebrados que viven y mueren dentro de los compartimientos calizos del coral. Para las comunidades recifales tienen particular importancia (como fuente productora de alimento) las algas que cubren los tejidos de los cnidarios o que viven libremente entre las estructuras tipo celosía del arrecife.

Existen tres tipos principales de arrecifes:

1. **Arrecifes festonados** que bordean en paralelo las costas.

2. **Barreras recitales**, formaciones muy anchas que están separadas de la costa por un amplio canal.
3. **Atolones**, es decir, islas de coral en forma de anillo que circundan una laguna central.

CTENOPHORA

Los ctenóforos son parecidos a los cnidarios en cuanto a simetría radial y a estructura corporal **dlpoblástica** (con dos capas); sin embargo, carecen de cnidocitos y en su ciclo de vida no hay alternancia de formas corporales (pólipo a medusa). La mesoglea puede contener fibras musculares con propiedades de contracción independientes. Este phylum debe su nombre (derivado del vocablo griego que significa "portador de peines") a las ocho hileras de placas ciliares fusionadas que recorren longitudinalmente el cuerpo. Los cilios de esas placas (peines) se agitan en forma sincrónica para impulsar al animal en el agua. En general, estas **castañas de mar** (su nombre vulgar) se dejan transportar pasivamente por las mareas y las corrientes marinas. Muchas de las especies son luminiscentes y todas capturan su alimento con ayuda de ciertas células adhesivas presentes en sus tentáculos.

32,3 BILATERIA: DEUTEROSTOMADOS Y PROTOSTOMADOS

Es probable que todos los miembros restantes del reino animal se deriven de una forma ancestral común que fue la primera en tener simetría bilateral. En este tipo de simetría se observa una semejanza morfológica entre los dos lados divididos por un eje longitudinal. Los **bilaterales** cuentan generalmente con una **cabeza** o extremo **anterior** y una **cauda, cola** o extremo **posterior**. En los grupos de más reciente evolución se aprecia una complejidad cada vez mayor de las estructuras sensoriales del extremo cefálico, el cual es el primero en percibir las nuevas condiciones ambientales. Todas las formas bilaterales son **triploblásticas**, pues poseen una tercera capa germinal llamada **mesodermo** (Cap. 11).

Por arriba del nivel de los organismos radiales, todos los eumetazoarios son clasificados con base en la presencia o ausencia de celoma verdadero.

EJEMPLO 4 Los platelmintos (**Platyhelminthes**) y los nemertinos (**Rhynchocoela**) carecen por completo de celoma. Su cavidad digestiva ¡recubierta por la capa germinal interna (endodermo) es el único espacio corporal interno. Estos dos grupos son **acelomados**. Los pseudocelomados poseen una cavidad sin recubrimiento entre el endodermo y el mesodermo. A este grupo pertenecen phyla como el

de los rotíferos (Rotifera) y el de los nemátodos (**Nematoda**). Los celomados cuentan con celoma verdadero, es decir, una cavidad llena de líquido situada dentro del mesodermo y completamente recubierta por tejido epitelial. Todos los animales cuyo nivel de organización es más complejo que el de los nemátodos cuentan con celoma.

En el transcurso de la evolución, los celomados bilaterales (**Bilateria**) no tardaron en divergir al punto en que formaron dos ramas principales del reino animal, las cuales se definen con base en sus diferencias en desarrollo embrionario (Fig. 32.1). En los **deuterostomados** (del griego "segunda boca") el blastoporo da origen al ano, de modo que la boca se forma secundariamente. Por el contrario, en los protostomados el blastoporo se convierte en la boca y el ano aparece de modo secundario. Por otra parte, los deuterostomados presentan segmentación radial e indeterminada, en tanto que en los protostomados la segmentación es espiral y determinada. Los principales phyla con el patrón de desarrollo deuterostomado son: Echinodermata y Chordata; los phyla protostomados más importantes son: Platyhelminthes, Nematoda, Mollusca, Annelida y Arthropoda.

Los deuterostomados y protostomados también difieren en cuanto al origen del mesodermo y la formación del celoma. El mesodermo de los deuterostomados surge del endodermo en el arquenterón (intestino primitivo); por el contrario, en los protostomados se deriva de una célula individual cuya determinación ocurre en las primeras fases del desarrollo. Por otra parte, en los deuterostomados el celoma se deriva de una evaginación del intestino primitivo. Conforme esta protuberancia de células mesodérmicas se expande hacia adentro del blastocelo y se desprende por estrangulación, forma un "tubo interno" mesodérmico independiente cuyo centro hueco es la cavidad celómica. En los protostomados, las células mesodérmicas individuales dan origen a un sólido anillo de células en torno al intestino. Una división interna en esta sólida masa produce el celoma. Sin embargo, independientemente del mecanismo de formación del celoma, el resultado es el mismo.

El celoma concede al organismo muchos beneficios. Puesto que establece una separación entre la pared corporal y el aparato digestivo y otros órganos internos, el celoma permite el movimiento independiente de estos dos sectores del cuerpo. De ese modo, los movimientos peristálticos que ocurren dentro del celoma no interfieren las contracciones locomotoras de los músculos de la pared corporal. El líquido del celoma también funciona como un esqueleto hidrostático sobre el cual actúan los músculos de la pared corporal para generar movimiento. Por último, las membranas celómicas, por ejemplo el **peritoneo**, forman capas dobles que brindan sostén a los órganos internos.

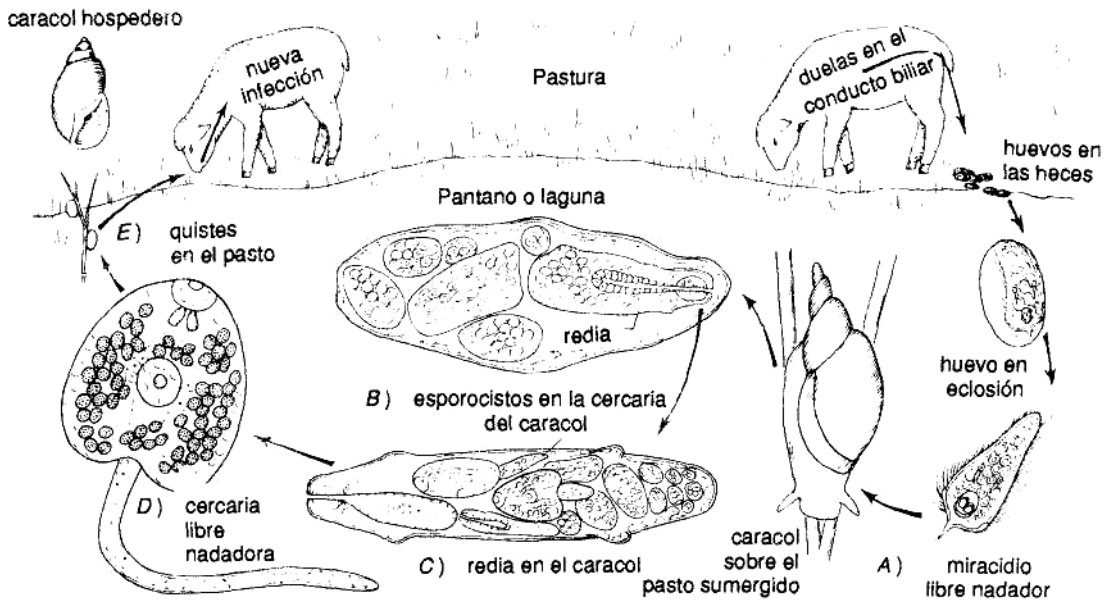


Fig. 32.5 Ciclo de vida de la duela hepática de los ovinos, *Fasciola hepatica*.

32.4 ACELOMADOS

PLATELMINTOS

Los platelmintos son los animales triploblásticos más sencillos y su **nivel orgánico** tiene una complejidad comparable a la del nivel tisular de los cnidarios y los ctenóforos. Su origen ancestral no está claro. Las casi 15 000 especies suelen agruparse en cuatro clases independientes.

La única clase de platelmintos de vida libre es la **Turbellaria**. Su nombre se debe a la turbulencia que genera en su hábitat acuático el vigoroso movimiento de sus cilios. Los turbelarios se alimentan de pequeños organismos vivos o bien de los cadáveres de animales más grandes. Su cavidad digestiva se ramifica y extiende por todo el cuerpo. Además pueden almacenar bastante alimento, de modo que son capaces de sobrevivir largos periodos sin nutrimento alguno. En ellos la circulación de gases y de solutos es muy limitada.

EJEMPLO 5 La planaria común es un turbelario típico. Aunque es habitante de las aguas dulces, la mayoría de sus "condiscípulos" viven en el mar. Dado que no poseen sistema circulatorio de ninguna clase, las planarias son relativamente largas y planas. Esta morfología permite que casi todas las células de las planarias se mantengan en contacto con el entorno, de modo que se facilite el intercambio de gases y solutos. Las planarias se desplazan agitando sus cilios

y ondulando el cuerpo, de modo que da la impresión de que se estuvieran deslizando.

Las otras tres clases de platelmintos son parasíticas. Los monogéneos (**Monogenea**) cuentan con un ciclo de vida de fases sencillas. Son hermafroditas, pero sólo en raras ocasiones llegan a autofecundarse. Los tremátodos (**Trematoda**) son parásitos mucho más complejos. Pueden tener hasta cuatro hospederos intermedios y por lo menos uno de ellos es molusco (Fig. 32.5).

EJEMPLO 6 La duela hepática china (*Clonorchis sinensis*) es uno de los principales parásitos en muchos países asiáticos. Los ejemplares adultos viven en el hígado y en los conductos biliares de los seres humanos y de otros mamíferos que también les sirven como hospederos. Los abundantes huevos de este parásito salen del hospedero con las heces y deben ser ingeridos por un caracol de dulceacuicola específico. Después de algunos cambios morfológicos, la duela hepática, transformada ahora en una activa larva nadadora llamada cercaria, busca refugio dentro de algún pez o crustáceo de agua dulce, donde se transforma en una metacercaria. Si algún carnívoro devora a este segundo hospedero intermedio ingiere también las metacercarias enquistadas. Una vez dentro del carnívoro hospedero, la metacercaria se convierte en individuo adulto y de ese modo se completa el ciclo.

Más de 200 millones de asiáticos están infectados por una duela sanguínea llamada esquistosoma. En la enfermedad parasítica resultante (esquistosomiasis) sólo intervienen

dos hospederos: los seres humanos y ciertos caracoles. Los efectos de esta parasitosis son: fatiga crónica, poca resistencia a otras enfermedades y malestar general.

Los céstodos o tenias (**Cestoda**) son la cuarta clase de platelmintos. Constan de una cabeza (escólex) dotada de ganchos u otras estructuras idóneas para afianzarse del intestino de su hospedero, donde pasan la mayor parte de su vida adulta. Detrás de la cabeza se observan segmentos repetitivos llamados **proglotis**. Cada proglotis contiene poco más que estructuras reproductivas masculinas y femeninas, ya que las tenias carecen de aparato digestivo y su sistema nervioso es mínimo. Las tenias —en esencia largas cadenas de proglotis— están eminentemente adaptadas para la vida parasítica.

Los miembros del phylum Rhyngchozoa (nemertinos) se asemejan a los platelmintos, pero a diferencia de estos poseen una **proboscis** ("hocico") extensible que utilizan para la captura de sus presas, de ahí que otro de sus nombres sea el de gusanos proboscídeos. En algunos casos, dicha proboscis está dotada de un estilete (pequeña lanza) en la punta, el cual actúa como aguja hipodérmica para la inyección de toxinas. Estos organismos son más complejos que los platelmintos, pues cuentan con ano y con un sistema circulatorio moderadamente desarrollado.

32.5 SEUDOCELOMADOS: ROTIFEROS Y NEMATODA

Los rotíferos y los nemátodos poseen pseudoceloma. A pesar de que son pluricelulares, los rotíferos son organismos diminutos y llegan a ser más pequeños que algunas amibas. Su nombre (que significa portador de rueda) se debe a la **corona** de cilios que rodea su boca. Los rotíferos son de particular interés para los embriólogos, pues como resultado de un número constante de divisiones del cigoto los ejemplares adultos tienen un número fijo de células. Entre sus características también cabe citar diversas formas de partenogénesis, mediante las cuales se producen nuevas generaciones de individuos jóvenes a partir de huevos que aunque diptoides no fueron fecundados. En ciertas poblaciones sólo existen hembras diploides. Otros grupos producen huevos haploides que se desarrollan partenogénicamente hasta convertirse en machos haploides (proceso similar al de las abejas y las hormigas). Cuando el espermatozoide y el óvulo se unen para formar el cigoto, el huevo fecundado posee generalmente un grueso cascarón y es muy resistente a las condiciones ambientales adversas. Cuando su medio se seca, los rotíferos que viven en canales o en charcos son capaces de entrar en un estado inactivo de gran resistencia y reanudar su actividad cuando vuelven a disponer de agua, incluso años después.

Existen muchos otros phyla de pequeños pseudocecelomados. Por ejemplo los gastrotrícos (**Gastrotricha**) hermafroditas y los espinosos quinorrínchos (**Kinorhyncha**), que están virtualmente atrapados dentro de una capa externa de cutícula.

Los nemátodos (**Nematoda**) o gusanos redondos integran el más extenso de los phyla en cuanto al número real de individuos vivos. La mayoría de estos gusanos caracterizados por sus extremos ahusados son de vida libre; sin embargo, ciertas enfermedades, como la **anquilostomiasis**, la **triquinosis** y la **elefantiasis**, son causadas por nemátodos parasíticos.

32.6 CELOMADOS PROTOSTOMADOS

Annelida, **Mollusca** y **Arthropoda** son los tres principales phyla de protostomados y quizá comparten un origen evolutivo común. Los artrópodos y la mayor parte de los moluscos tienen sistema circulatorio abierto, en el cual se observan amplias cavidades (**hemocelomas**) situadas entre las arterias y las venas. Los anélidos poseen sistema circulatorio cerrado, el cual consta de vasos (arterias, capilares y venas) que se ramifican por todo el sistema de transporte. Los tres phyla son celomados.

ANNELIDA

El phylum Annelida (palabra latina que significa "anulado") incluye gusanos cuyos cuerpos están divididos en segmentos o anillos (**metámeros**). Esta segmentación es claramente externa, pero también se observa en forma de membranas (**tabiques**) que subdividen el interior del gusano. El metamerismo es una característica que comparten con ellos los artrópodos —que al parecer están directamente emparentados con los anélidos— y los cordados.

EJEMPLO 7 La lombriz de tierra, anélido terrestre típico, tiene todo su cuerpo dividido en segmentos básicamente iguales unos a otros. Cada segmento contiene cuatro pares de cerdas (**setas**) externas con función locomotora. La segmentación se manifiesta internamente con la presencia de tubos nefridiales (excretorios) y de poros excretorios en casi todos los segmentos. Sin embargo, el aparato digestivo no aparece segmentado.

Se considera que aproximadamente 12 000 especies de anélidos viven en hábitat terrestres, marinos y dulceacuáticos. Existen tres clases:

Poicychaeta ("muchas setas"). Son los anélidos (poliquetos) marinos que usualmente habitan en las playas. Generalmente tienen sexos separados. Para su locomoción cuentan en cada

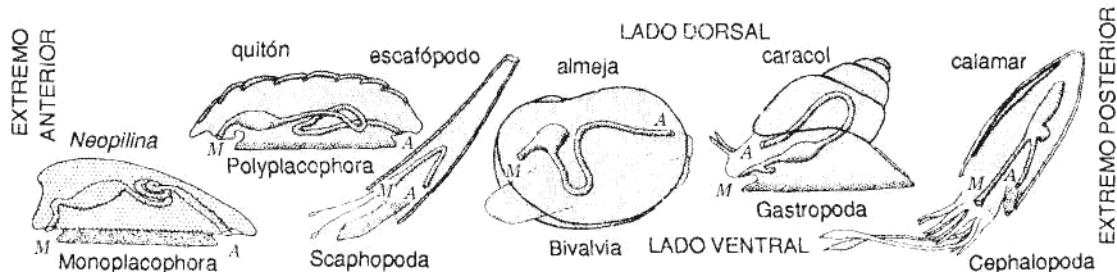


Fig. 32.6 Plan estructural del cuerpo de diversos moluscos. A = ano; B = boca. (De Storer y cols.)

segmento con un par de estructuras carnosas con forma de remo (parápodos) que también les sirven como superficies respiratorias. Oligochaeta ("pocas setas"). Son anélidos (oligoquetos) predominantemente terrestres, aunque existen algunas formas marinas y dulceacuícolas. Son hermafroditas, pero por lo regular se aparean dos gusanos que se fecundan mutuamente. Los oligoquetos viven en ambientes húmedos debido a que el intercambio de gases a través de la superficie de su cuerpo requiere que los gases estén disueltos. Las lombrices de tierra europeas (*Lumbricus*) y americanas (*Eisenia*) son los principales representantes de esta clase. Hirudinea. Son las sanguijuelas, gusanos relativamente chicos, aplanados y de forma ahusada con una ventosa en cada extremo. Muchos hirudíneos parasitan a invertebrados y vertebrados. Se sujetan de sus hospederos vivos mediante la ventosa bucal y chupan de ellos sangre y otros líquidos corporales. Las sanguijuelas son hermafroditas.

MOLLUSCA

El phylum Mollusca ("cuerpo blando") está integrado por siete clases diferentes, cada una de las cuales se caracteriza por una enorme diversidad de formas y estilos de vida. Casi todos los moluscos tienen concha, pero algunos perdieron esa protección calcárea en el transcurso de su evolución. Con excepción de la clase Bivalvia (almejas y ostras), todos los grupos poseen una áspera estructura extensible con aspecto de lengua denominada rádula. A lo largo de esa estructura, de aspecto generalmente plano, se observan hileras de fuertes dientes que funcionan como sierra cuando el animal raspa con ella la superficie de su alimento o de las rocas marinas cubiertas de materia orgánica. Puesto que ningún otro phylum posee rádula, este rasgo permite establecer un lazo de descendencia común entre los moluscos. A continuación se estudiarán cuatro de las siete clases existentes.

La clase **Polyplacophora**, llamada así por las placas o conchas (ocho en total) que sus representantes ostentan en la superficie dorsal, está representada por los quitones. Aunque los quitones son un grupo de moluscos relativamente pequeño, tienen un notable parecido a la forma ancestral hipotética de los moluscos. El cuerpo de casi todos los moluscos cuenta con tres regiones básicas: el **pie** muscular y plano, la concha y el **manto**, el cual encierra dorsalmente los órganos internos y se ubica a lo largo del pie (Fig. 32.6). El manto es la estructura que secreta la concha en los moluscos que cuentan con ella. La cavidad del manto —situada entre el manto y el pie— contiene las **branquias**, las cuales parecen solapas con forma de hoja que surgen lateralmente del pie.

La clase **Gastropoda** está constituida por los caracoles, las babosas (gastropodos sin concha), las litorinas y las caracolas. Este es el grupo más grande y diverso de los moluscos, pues cuenta con más de 75 000 especies. En general, sus conchas son muy vistosas y complejas y por lo regular son lo bastante amplias para permitir que el animal retraiga en el interior todo su cuerpo en busca de protección.

La clase **Bivalvia** incluye los mejillones, las veneras, las almejas y las ostras, es decir, algunos de los mariscos más apreciados. El cuerpo de los bivalvos tiene dos conchas (valvas) complementarias unidas en el punto medio de la línea dorsal del cuerpo. Los bivalvos poseen poderosos músculos **aductores** que unen y cierran apretadamente las valvas. Cuando estos músculos se relajan, el animal asoma su pie cuneiforme para moverse de un lado a otro o para asir el sustrato. Casi todos los bivalvos son filtradores y utilizan simultáneamente sus enormes branquias para respirar y para comer. Los sexos están separados. La fecundación de los óvulos ocurre casi siempre dentro de los tejidos de la hembra, donde pueden realizarse inclusive las primeras fases del desarrollo.

Quizá la clase **Cephalopoda** es el grupo de moluscos más especializado y avanzado. Casi todos los cefalópodos carecen por completo de concha.

EJEMPLO 8 El nautilo es el único cefalópodo moderno que tiene concha completa, la cual consta de varias

cámaras. Su estructura corporal básica se asemeja a la de los **calamares** y los **pulpos**, aunque con una bella concha listada. La mayor parte de esa concha sirve únicamente para mantener a flote al animal y algunos zoólogos creen que esa fue la ruta evolutiva seguida por otros linajes de cefalópodos en su trayecto hacia la pérdida de la concha.

Los cefalópodos poseen un sistema nervioso muy bien desarrollado y son capaces —en especial los calamares— de desplazarse con gran rapidez. En general, son carnívoros y cuentan con numerosas adaptaciones para la caza; por ejemplo, ojos tipo cámara fotográfica con gran capacidad de resolución. Además, son los únicos moluscos que tienen sistema circulatorio cerrado. Algunos calamares gigantes llegan a pesar hasta 500 kg.

ARTHROPODA

En cuanto a número, diversidad de especies y distribución en la biosfera, los artrópodos son el más abundante de los phyla animales. Las cinco clases de artrópodos ("con patas articuladas") suman aproximadamente un millón de especies y se siguen descubriendo muchas más. El cuerpo del artrópodo está cubierto por un grueso **exoesqueleto** protector de quitina llamado **cutícula**. Además, está segmentado, como el de los anélidos y en sus segmentos se observan diversos tipos de apéndices.

EJEMPLO 9 Los apéndices anteriores de los crustáceos y de los insectos se convirtieron en **antenas** (pelillos flexibles de gran sensibilidad) que preceden a unas mandíbulas con movimiento lateral. Estos grupos reciben el nombre de

mandibulados. Los arácnidos y las cacerolitas de mar no poseen ni antenas ni mandíbulas. En vez de eso, el primer par de apéndices son unas pinzas carnosas denominadas **quelíceros**. Por ello, estos artrópodos se llaman **queliceros**. Además, poseen cuatro pares de patas.

La mayoría de los artrópodos cuentan con poderosos ojos compuestos formados por muchas unidades (**omatioides**) estrechamente dispuestas. Cada unidad tiene sendos cristalino y retina para la formación de imágenes. El celoma de los artrópodos es considerablemente reducido y lo mismo ocurre con los moluscos; sin embargo, la mayoría de los zoólogos piensan que el parentesco entre los artrópodos y los anélidos es más estrecho que el que los primeros tienen con los moluscos. Existen cinco clases de artrópodos:

Clase Arachnida, que incluye las arañas, los acaros, las garrapatas, los escorpiones y los opiliones (Fig. 32.7). Todos ellos cuentan con cuatro pares de patas. Puesto que son esencialmente terrestres, los arácnidos respiran mediante tráqueas (Cap. 19) o unas delicadas placas internas con forma de hoja llamadas **sacos pulmonares**. Algunos arácnidos envenenan a sus presas. Las arañas tejen telarañas con el fin de atrapar a sus descuidadas víctimas. La configuración de la telaraña es distintiva de cada especie y por lo visto está controlada genéticamente. Clase **Crustácea**, la cual consta de formas fundamentalmente marinas o dulceacuícolas que respiran mediante branquias. Esta clase incluye

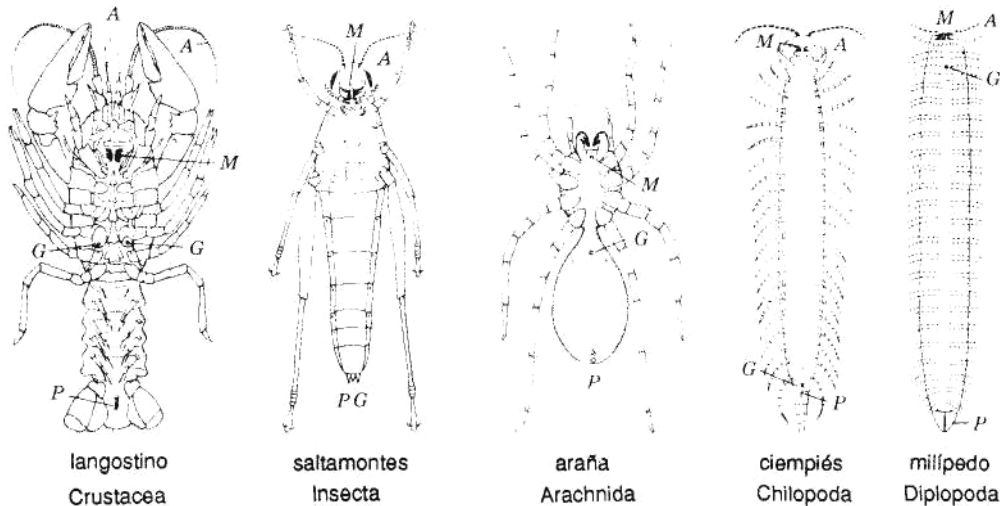


Fig. 32.7 Representantes de las cinco clases principales de artrópodos. A = antena; B= boca; G= gonoporo; P= poro anal. (De Storer y cols.)

las langostas, los camarones, los cangrejos y los balanos; todos ellos cuentan con antenas (órganos sensoriales) en sus cabezas. El segundo par de antenas puede servirles para defenderse e incluso, como en el caso de algunos crustáceos, para obtener su aumento. Los grandes crustáceos, por ejemplo las langostas y los camarones, se denominan **decápodos**. Los **Isópodos** son otros crustáceos más pequeños y los diminutos **copépodos** forman parte de las comunidades planctónicas de océanos y lagos. La clase **Diplopoda** está integrada por los **milípedos** (milpiés), cuyos cuerpos están evidentemente segmentados. Estos son herbívoros y terrestres casi por completo. Cada segmento de su cuerpo tiene dos pares de patas, lo que les da un magnífico soporte.

La clase **Chilopoda** consta de los **centípedos** (ciempiés). Estos son artrópodos carnívoros y corren a gran velocidad. Sin embargo, son muy vulnerables a la deshidratación. Los quilópodos y los diplópodos integran la superclase **Wylriapoda**.

La clase **Insecta** cuenta con más especies que todos los grupos animales puestos juntos. Aunque son muy raros en los ambientes marinos, los insectos son los invasores mejor adaptados del hábitat terrestre. También son muy abundantes en los medios dulceacuáticos y aéreos. Es probable que los 25 o más órdenes de insectos deban su gran capacidad de adaptación a sus dimensiones relativamente pequeñas, a que poseen alas y ojos compuestos de visión muy aguda, a la metamorfosis y, en algunos casos, a que cuentan con complejos sistemas sociales.

En el cuerpo de la mayoría de los insectos se advierten claramente tres partes: **cabeza**, **tórax** y **abdomen** (Fig. 32.8). La cabeza es muy compleja y consta de

muchas partes individuales perfectamente integradas en forma de estructuras sensoriales y mecánicas.

Otra de sus características es que tienen sexos separados y la fecundación casi siempre ocurre por medio de **cópula**, es decir, por inserción del pene en la vagina. Los insectos son importantísimos como polinizadores de las plantas, pero también pueden acabar con las cosechas y diseminar ciertas enfermedades. Los biólogos especialistas en el estudio de los insectos se llaman **entomólogos**.

32.7 CELOMADOS DEUTEROSTOMADOS

Los dos phyla más importantes del grupo de los deuterostomados son: **Chordata** y **Echinodermata**. Ambos poseen celoma.

ECHINODERMATA

Los equinodermos adultos presentan por lo común simetría radial secundaria, pero los embriones o las formas larvianas de los grupos que sufren metamorfosis son semejantes a los cordados pues tienen simetría bilateral. Existen seis clases de equinodermos, todos son marinos y comparten una estructura básica común (Fig. 32.9). Su cuerpo consta de un **disco central** circundado **radialmente** por cinco **brazos**. Un sistema de pies **ambulacrales** se localiza en los **conductos radiales** de cada brazo. Un **conducto anular** situado en el disco es el alma del **sistema hídrico cerrado** de estos animales. Dicho sistema interviene en la locomoción, la excreción y la respiración.

CHORDATA

Los cordados invertebrados constituyen dos subphyla: **Urochordata** (tunicados), cuyos miembros son **bentónicos** (que habitan en el fondo del mar) y **Cephalocordata**

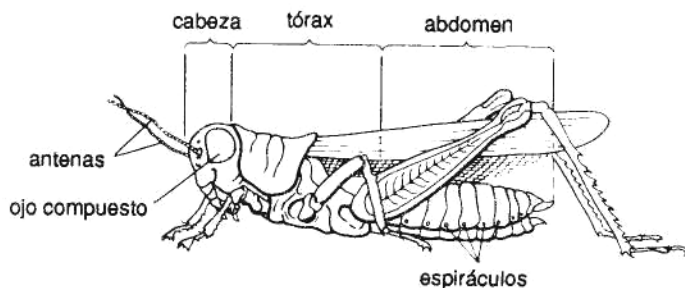


Fig. 32.8 Las tres regiones del cuerpo de un saltamontes.

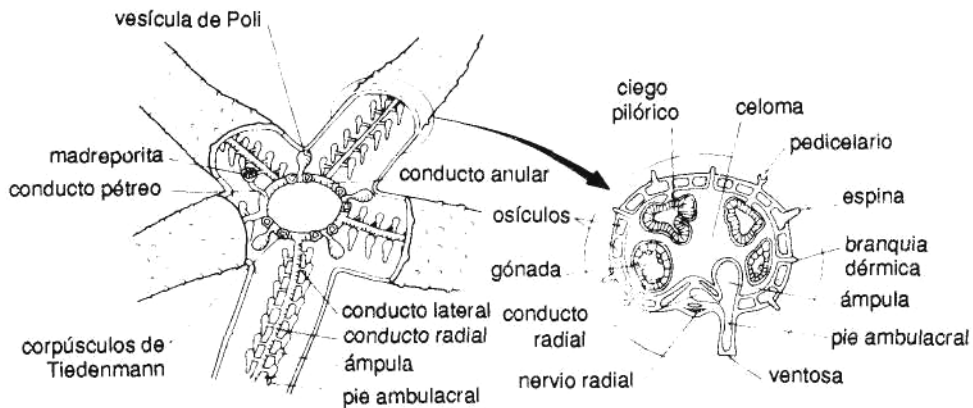


Fig. 32.9 Estructura de un equinodermo.

(anfioxos). Estos comparten con los vertebrados las tres características básicas de todos los cordados.

1. **Notocorda**, varilla de tejido fibroso flexible pero firme situada ventralmente respecto al tubo neural
2. **Cordón nervioso** tubular dorsal derivado del ectodermo
3. **Hendiduras branquiales** faríngeas

Los rasgos más característicos del subphylum Vertebrata son: la presencia de una **columna vertebral ósea** y un **cráneo** que encierran respectivamente a la médula espinal y al encéfalo, una pronunciada **cefalización** (especialización del extremo anterior del sistema nervioso para constituir un complejo encéfalo vinculado con órganos sensoriales igualmente especializados) y la segmentación de los músculos del tronco en **somitos** en algún momento durante el transcurso del desarrollo.

De las siete clases de vertebrados, tres son de peces. Las cuatro restantes son clasificadas como **tetrápodos** ("cuatro patas") porque cuentan con dos pares de extremidades.

La clase **Agnatha** está formada por los peces sin mandíbula, que alguna vez fueron muy numerosos pero ahora sólo están representados por las **lampreas** y las **lampreas glutinosas**. Una gran proporción de los agnatos actuales depredan a otros peces adhiriéndose a la superficie externa de su presa para luego horadarla con su lengua dentada y abrirse paso hasta los órganos internos. Al igual que los agnatos, los miembros de la clase **Chondrichthyes** (peces cartilagosos) tienen esqueleto cartilaginoso. Es probable que ambos grupos desciendan evolutivamente de ancestros óseos. Los peces cartilagosos actuales son: tiburones, rayas y mantarrayas. A pesar de estar compuestos por cartilago, los dientes de los tiburones son un espectáculo escalofriante. La clase **Osteichthyes** está formada por los peces óseos, los cuales habitan tanto en agua dulce como en el mar.

EJEMPLO10 Las siete especies de salmón se cuentan entre los peces más buscados como fuente de alimento y como reto en la pesca deportiva, destacándose entre ellos el gran **salmón de Alaska**. Los salmones nacen en arroyos de agua dulce con corrientes rápidas. La fecundación, que ocurre durante el **desove** o **freza** (actividad reproductiva) es externa, es decir, el macho expulsa sus espermatozoides sobre los huevos que la hembra depositó previamente en "nidos" localizados en el fondo de una zona poco profunda del arroyo. Después de un tiempo variable según la especie, los jóvenes salmones nadan hacia el océano, emprendiendo así un peligroso viaje al que pocos sobreviven. Después de unos cuantos años en el mar, los salmones regresan invariablemente al mismo arroyo para desovar. Muchas especies mueren poco después del desove.

Los miembros de la clase **Amphibia** (ranas, sapos y salamandras) han tenido un éxito parcial como invasores del medio terrestre. Muchos anfibios (palabra que significa "ambas vidas", es decir, terrestre y acuática) dependen del agua para su actividad sexual. En el caso de las ranas, el **renacuajo** (forma larvaria) pisciforme pasa por una metamorfosis para convertirse en el adulto pulmonado habitante de la tierra. Sin embargo, en muchos anfibios la respiración a través de la membrana superficial húmeda del cuerpo es más importante que la efectuada a través de los pulmones.

La clase **Reptilia** se caracteriza por la presencia de escamas dispuestas sobre un integumento rugoso e impermeable, que protege al animal contra la deshidratación. Otras modificaciones reptilianas adecuadas para la vida en tierra son: presencia de pulmones funcionales; huevos envueltos por una cubierta (**cleidolcos**) de consistencia coriácea dentro de los cuales el embrión puede absorber vitelo y desarrollarse gozando de la protección que le brinda el líquido amniótico; fecundación interna y una variedad de patrones de comportamiento que les permite sobrevivir a los extremos de temperaturas y la escasez de alimento.

Durante la era Mesozoica, que terminó hace unos 65 millones de años, los reptiles fueron las formas dominantes en el medio terrestre. Muchos de ellos fueron dinosaurios ("lagarto tremendo") de proporciones verdaderamente imponentes. En aquel tiempo existieron más de 20 órdenes de reptiles, pero se redujeron hasta llegar a los cuatro o cinco que existen en la actualidad: lagartos, serpientes, caimanes y cocodrilos, tortugas marinas y terrapines (tortugas terrestres).

No es exagerado decir que los miembros de la clase Aves son "lagartijas voladoras". Esta afirmación se desprende de las muchas características que las aves comparten con los reptiles y de que éstas descienden probablemente de los dinosaurios.

EJEMPLO 11 La piel escamosa es una característica que las aves y los reptiles tienen en común y que puede observarse fácilmente en las desnudas patas de aquellas. Los huevos telolócitos de las aves son muy similares a los de los reptiles, pues la única diferencia es que las primeras ponen huevos con cascarrón quebradizo en tanto que el de los reptiles es coriáceo. La producción del mismo desecho nitrogenado (ácido úrico) es un indicio bioquímico del parentesco de ambas clases.

Las aves han adquirido excelentes modificaciones para el vuelo. El esqueleto es sumamente ligero y muchos de sus huesos están huecos. Los gruesos dientes reptilianos fueron reemplazados por un pico duro pero ligero. Las plumas, que quizás se derivaron evolutivamente de las escamas de los reptiles, constituyen una superficie ideal para volar. El corazón de cuatro cámaras y la endotermia les permiten soportar el extenuante esfuerzo físico que realizan al volar.

Los miembros de la clase **Mammalia** comparten con los insectos la supremacía sobre el medio terrestre. Los mamíferos están cubiertos de pelo (pelaje), el cual les proporciona un excelente aislamiento, sobre todo cuando la **plloerección** (erección del pelo) aumenta el grosor de dicha cubierta aislante. El corazón de los mamíferos tiene cuatro cámaras. Asimismo, la presencia de diafragma (Cap. 19) incrementa la eficiencia de sus pulmones. Su endotermia es constante. La característica sobresaliente de todos los mamíferos es que las glándulas mamarias de las hembras producen leche para nutrir a sus crías. Aunque los primitivos mamíferos llamados **monotremas** carecen de pezones y de mamas sí producen leche, la cual escurre por la peluda superficie ventral de la madre para que sus crías puedan lamerla. La mayor parte de los mamíferos poseen una estructura encefálica muy compleja y exhiben refinados patrones de conducta; por ejemplo, el juego. La clase **Mammalia** consta de tres subclases: **Protheria**, **Metatheria** y **Eutheria**.

Los monotremas (**Protheria**), por ejemplo el ornitorrinco y el equidna que viven en Australia, tienen algunas

características en común con las aves: ponen huevos, carecen de dientes y tienen pico. En el momento de salir del huevo, las crías están en un estado de desarrollo comparativamente inmaduro y enseguida se afianzan al pelaje de la madre.

Los marsupiales o mamíferos con saco materno integran la subclase **Metatheria**. En Australia son los mamíferos predominantes, pero en América están representados principalmente por la zarigüeya. Lo que los caracteriza como mamíferos es que tienen dientes en lugar de pico y que paren crías vivas. No obstante, las crías nacen en un estado de desarrollo todavía muy inmaduro y tienen que completar su vida fetal dentro del **marsupio**, saco situado en el abdomen de la madre. Cada una de las crías se adhiere a una tetilla y se alimenta continuamente.

La subclase **Eutheria** comprende a los mamíferos "verdaderos" o placentarios, que son los más comunes en el hemisferio norte. Estos mamíferos se distinguen —en especial los de mayor tamaño— por su largo periodo de gestación, durante el cual la cría alcanza un estado de maduración más avanzado que el de las crías de los monotremas y los marsupiales. Dentro del útero se forma una placenta, importante estructura donde ocurre el intercambio metabólico de alimento, oxígeno y desechos entre la madre y el feto.

Existen aproximadamente 12 órdenes principales de mamíferos placentarios, algunos de los cuales regresaron a los océanos y lagos.

EJEMPLO 12 Las ballenas, los delfines y las marsopas constituyen el orden **Cetacea**. Sus cuerpos hidrodinámicos les permiten nadar eficazmente y una gruesa capa de grasa los protege contra las bajas temperaturas del agua. Sus extremidades anteriores funcionan a manera de remos y las posteriores desaparecieron por completo. Como los otros miembros de la subclase a la que pertenecen, paren a sus crías y las amamantan durante las primeras fases del desarrollo.

El orden **Carnívora** es un grupo mamífero particularmente variado, pues incluye desde los perros, lobos y grandes felinos hasta las nutrias y focas. Casi todos los carnívoros son eficientes depredadores, idea que el poeta Tennyson captó al escribir "una naturaleza enrojecida en diente y garra". **Rodentia**, el orden al que pertenecen ardillas, castores, ratas y ratones, es otro grupo de amplia distribución. En particular, las ratas viven en todas las áreas urbanas con los desperdicios que genera el ser humano. Los murciélagos pertenecen al orden **Chiroptera**. Gran parte de las creencias populares sobre la peligrosidad de los murciélagos es falsa. Los ovinos y bovinos, que tienen un número par de dedos en cada pata, pertenecen al orden **Artiodactyla**, mientras que los caballos, cebras y rinocerontes forman parte del orden

Perissotiactyla, cuyos miembros tienen un número impar de dedos en cada pata. Ambos órdenes son herbívoros

ros y algunas de sus especies viven en estrecha relación con los seres humanos.

Problemas resueltos

- 32.1 Casi todas las características distintivas de los animales más avanzados pueden ser entendidas con base en sus funciones nutritivas. Explique.

Los animales se alimentan de otros organismos, sea vivos o muertos. Eso significa que deben buscar, matar y finalmente devorar a su presa. Para lograr ese cometido nutricional deben mantenerse alerta a la presencia de presas o de materia vegetal comestible. Los animales que se alimentan de otros animales vivos deben ser capaces de rastrear y de dominar a sus víctimas. Estas actividades exigen órganos sensoriales altamente desarrollados y un sistema neuromuscular que les permita ejecutar movimientos rápidos y precisos.

La mayoría de los animales cuentan con órganos sensoriales complejos, por ejemplo ojos y oídos, para recibir información de lo que les rodea. Puesto que los animales se han establecido en toda clase de ambientes, dichos órganos también les han permitido adaptarse a los retos que al medio les presenta.

Los estímulos sensoriales que llegan al encéfalo y al tubo neural son procesados rápidamente y de la misma manera se producen respuestas motoras precisas. Los movimientos de carrera, ataque y salto son testimonio del nivel de complejidad de las respuestas musculares de los vertebrados. En casi todos los linajes animales se observa tendencia evolutiva hacia una mayor complejidad nerviosa y hacia un incremento de las capacidades motoras. La cefalización es parte de ese proceso de intensificación del desarrollo nervioso. Dado que muchos animales por arriba del nivel de los celenterados son bilateralmente simétricos, la cefalización se da con mayor facilidad (todo eje longitudinal posee un extremo anterior y otro posterior). También son obvios los dientes y las fuertes mandíbulas como medios para someter a las presas.

- 32.2 ¿A qué grupos de invertebrados dieron origen las esponjas?

A ninguno. Las esponjas son una rama colateral de la línea evolutiva principal de los Invertebrados. No hubo mayor divergencia aparte del surgimiento de cuatro clases de esponjas. La capacidad de éstas para reagruparse después de que sus células fueron disgregadas sugiere que tienen muy poca

especialización más allá de la diferenciación necesaria para que dichas células adquieran especialidades funcionales.

Las esponjas descienden probablemente de un protozoo coanoflagelado. Este tipo de protozoo posee un collar alrededor del flagelo, disposición muy semejante a la de los coanocitos de las esponjas. Es factible que si resto de los invertebrados provenga de un protista ancestral muy diferente. Por tanto, las esponjas descienden de un antepasado único y además no produjeron nuevos tipos evolutivos, lo cual justifica su clasificación como un subreino aparte: Parazoa.

- 32.3 ¿Qué procesos pudieron haber conducido a la formación de animales pluricelulares como las esponjas y los eumetazoarios a partir de protistas?

La agrupación de células individuales para formar una masa pudo producir finalmente un organismo pluricelular. Los acrasiales y otros protozoarios son ejemplo de ello. Además, la agrupación de células para formar recubrimientos o rebordes es un fenómeno que ocurre a menudo durante la embriogénesis de los invertebrados. Sin embargo, la mayoría de los biólogos no aceptan que la agrupación sea el origen de la pluricelularidad, pues casi todos los animales inician su vida como una célula individual que se divide y no como una asociación de células independientes.

Una segunda teoría es la hipótesis colonial, concepto que afirma que los animales se derivaron de protistas coloniales. El tipo de colonia que más frecuentemente se menciona como precursor del reino animal es *Volvox*. Otros protistas coloniales son los coanoflagelados y varias especies de amebas. Es muy interesante que hace poco algunos botánicos señalaran que *Volvox* es en realidad una planta pluricelular.

Una tercera perspectiva es la **hipótesis sincicial**. Como su nombre lo indica, en este concepto se pone de relieve la posibilidad de que un protista formado por una enorme masa citoplásmica con núcleos dispersos (un sincicio) se haya dividido en compartimientos mediante la formación de tabiques. Esta masa, ahora celular, pudo crecer, volverse más compleja e integrarse de un modo más perfecto.

No hay manera de determinar cuál de estas tendencias fue la que ocurrió realmente en la evolución de los animales. Puesto que el 95% de los

organismos que vivieron alguna vez ya están extintos, quizá jamás se puedan identificar los pasos específicos que condujeron hacia la pluricelularidad.

32.4 Compare el comportamiento alimenticio de las esponjas con el de los cnidarios.

Las esponjas son filtradoras. El agua penetra a través de poros que se comunican con el exterior. Una vez adentro, el agua circula gracias a la actividad de los flagelos de los coanocitos, los cuales tapijan la capa interna del cuerpo de la esponja. En la estructura corporal más sencilla, es decir, el cuerpo tipo **saco**, existe una delgada pared corporal y una cavidad interna (espongocoel) recubierta por una sola capa de coanocitos. En las esponjas de estructura más compleja se observa una pared gruesa que contiene evaginaciones cubiertas por numerosos coanocitos, disposición que incrementa la superficie expuesta a las corrientes. Los coanocitos ingieren las partículas alimenticias filtradas y atrapadas por su collar; el agua que penetró a través de los poros sale por el ósculo situado en la parte superior del cuerpo. Los **amibocitos**, células especializadas que se mueven por toda la parte media del cuerpo, también pueden ingerir partículas alimenticias. Resulta interesante que las corrientes que arrastran partículas alimenticias hacia el interior de la esponja fluyan en un solo sentido a través de ella. Esto es comparable con el aparato digestivo unidireccional característico de los metazoarios más avanzados.

La cavidad gastrovascular de la hidra y de otros cnidarios tiene una sola abertura: la boca. Éste es el aparato digestivo bidireccional más primitivo que existe, en el cual un mismo orificio sirve para el ingreso del alimento y la expulsión de los desechos no digeridos. Los tentáculos extensibles que rodean la zona oral desempeñan una función primordial en la captura de presas y su transporte hacia la boca. Los tentáculos están abundantemente dotados con diversos tipos de nematocitos (producidos por los cnidocitos) que pueden enlazar a las presas e inyectarles veneno. En el caso de la hidra, la presencia de una presa induce rápidos movimientos de los tentáculos e inclusive de todo el cuerpo. Se cree que estos movimientos se deben a ciertas moléculas presentes en los organismos que son alimento potencial de la hidra y que se disuelven en el agua que rodea a esta última. La mayoría de los animales lastimados o heridos liberan un triptérido llamado glutatión, el cual provoca una marcada reacción alimenticia.

En los cnidarios, la digestión ocurre dentro de la cavidad gastrovascular y depende de las enzimas secretadas por células glandulares presentes en la membrana celular interna. En comparación con la digestión intracelular de las esponjas esto es un progreso indudable, ya que los cnidarios pueden ingerir grandes partículas e inclusive organismos completos. Una vez concluida la degradación de las masas más voluminosas, las células amiboides encargadas de las funciones nutritivas engloban las partículas

alimenticias más pequeñas, de modo que las últimas etapas de la digestión son intracelulares.

32.5 Los cnidarios y los ctenóforos son radialmente simétricos, en tanto que los phyla animales superiores a ellos tienen por lo regular simetría bilateral. ¿Cuáles son algunas de las posibles ventajas de la simetría radial?

Un organismo radialmente simétrico puede atacar o moverse en cualquier dirección desde su posición normal. Los tentáculos de un cnidario pueden dirigirse en todas las direcciones, ya que su cuerpo está limitado a movimientos hacia la izquierda y la derecha. Por ejemplo, la hidra posee estructuras de defensa (nematocitos) situadas uniformemente en toda su circunferencia, por lo que no es fácil vencer esas líneas defensivas. Esta capacidad es de particular importancia para los organismos sésiles, flotantes y de locomoción lenta, ya que éstos son más vulnerables a los ataques de otros organismos. La configuración radial también multiplica las probabilidades de atrapar alimento, beneficio muy importante dado que los animales de simetría radial son sésiles o se mueven con lentitud, razón por la cual dependen básicamente de que el alimento llegue a ellos.

Los pólipos tienen menos movilidad que las medusas, pero la hidra es un ejemplo de pólipo deambulante que además puede ejecutar piruetas usando sus tentáculos.

32.6 ¿Cuáles son las principales diferencias entre platelmintos y nemátodos?

Los platelmintos carecen de celoma y los nemátodos poseen pseudoceloma. Los platelmintos surgieron mucho antes que los nemátodos y su aparato digestivo es bidireccional, semejante al de los cnidarios. Por el contrario, los nemátodos poseen boca y ano, de modo que su aparato digestivo es unidireccional y dichas estructuras tienen un alto grado de especialización. Los nemátodos no son macizos puesto que tienen una cavidad corporal —el pseudoceloma— en tanto que los platelmintos sí lo son. Asimismo, los nemátodos poseen una dura **cutícula** de función protectora, la cual tiene particular importancia en el caso de los nemátodos parasíticos; los platelmintos carecen de cutícula. Los platelmintos móviles, por ejemplo la planaria, se desplazan principalmente por agitación de su superficie ciliada. En cambio, los nemátodos lo hacen por medio de un movimiento latigante de todo su cuerpo cuya ejecución se basa en la contracción de sus músculos longitudinales.

La mayoría de los nemátodos son dioicos (tienen sexos separados), pero los platelmintos son generalmente hermafroditas. Otro rasgo que caracteriza a los nemátodos es que su sistema nervioso es más complejo.

32.7 ¿En qué difiere la segmentación de un anélido de las unidades repetitivas del cuerpo de una tenia?

Salvo por pequeñas variaciones en tamaño, cada uno de los segmentos o **proglotis** de las tenias es virtualmente idéntico a los demás. Todos se derivan del escólex (cabeza) del gusano. Los proglotis más viejos van siendo empujados hacia atrás por nuevos segmentos que se forman en el margen posterior del escólex. Este mecanismo de las tenias constituye un tipo de reproducción asexual. Los proglotis son en realidad yemas. Cuando los proglotis maduros y repletos de huevos autofecundados llegan al extremo de la tenia se desprenden y los huevos sobrevivientes llegarán seguramente a un nuevo hospedero.

La segmentación de los anélidos forma parte de una estructura corporal unitaria y los segmentos no tienen en sí capacidades reproductivas independientes. Estructuras como los nefridios (órganos excretores) y las setas (cerdas) se repiten en cada segmento, pero muchas otras estructuras se prolongan a todo lo largo del cuerpo del gusano en vez de existir como estructuras aparte en cada segmento. Son ejemplos de estas estructuras el sistema circulatorio y el aparato reproductivo. De la misma manera, el aparato digestivo no está segmentado sino que existe como un tubo unidireccional ininterrumpido cuyos segmentos cumplen distintas funciones especializadas. Por tanto, la segmentación de los anélidos es un avance que facilita su desarrollo. Este rasgo **morfogenético** (que exhibe un patrón morfológico hereditario) también se observa en los artrópodos.

32.8 La **larva trocófora** es una fase ontogénica característica de los anélidos, los moluscos y algunos otros phyla menores. Se trata de una larva ciliada y libre nadadora cuya forma asemeja un trompo invertido. ¿Por qué cree el lector que esta larva en particular sea considerada una valiosa herramienta taxonómica?

Es frecuente que los organismos adultos sean muy diferentes de las formas ancestrales, con lo cual se oscurece su verdadera historia natural. El estudio de las primeras fases de desarrollo, como en el caso de la larva trocófora, puede aportar pistas importantes para la reconstrucción de dicha historia y para demostrar los parentescos que hay entre los phyla, a pesar de que estos no son evidentes en los especímenes adultos. Algo semejante puede concluirse también al ver la efímera presencia de hendiduras branquiales no funcionales en los embriones de los reptiles, las aves y los mamíferos.

32.9 En general, los moluscos son portadores de una concha secretada por el manto. Sin embargo, algunos de ellos —como sucede en la mayoría de los cefalópodos— han perdido evolutivamente la concha. ¿Cuáles son las posibles ventajas y desventajas de poseer concha?

Los animales de movimiento lento como las almejas y los caracoles son muy vulnerables al ataque de los

depredadores. La concha es una estructura que los protege de sus enemigos. Además de servir como armadura, la concha puede presentar refinadas formas y colores que sirven de camuflaje al molusco. En los bivalvos, por ejemplo las veneras, el rápido abrir y cerrar de la concha funciona como un eficaz medio de locomoción.

Una de las desventajas de la concha es que representa una carga extra, lo que disminuye la velocidad de desplazamiento del molusco. La energía extra consumida por el transporte de la concha, como en el caso de los caracoles terrestres, es un factor desventajoso. Sin embargo, puesto que muchos moluscos son incapaces de moverse con rapidez, aun los que carecen de concha, al hacer un balance la concha en realidad aporta más ventajas que desventajas.

Por otra parte, en cefalópodos como el calamar se observa una creciente dependencia del movimiento rápido, tanto para cazar como para evitar a los enemigos. Con salvedad de algunos casos en los que aparece como estructura vestigial, en estos cefalópodos la concha desapareció por completo. Los calamares utilizan su sifón para expulsar con fuerza un chorro de agua y así impulsarse a través del medio marino. Además, arrojan a través del ano (mediante una estructura con forma de embudo) una tinta que les sirve como camuflaje.

32.10 La mayoría de los biólogos consideran que los artrópodos, en especial los insectos, son el más exitoso de todos los grupos animales. ¿Por qué supone el lector que pueda ser así?

En sentido cuantitativo, los grupos formados por numerosas especies y gran cantidad de individuos tienen más éxito en la supervivencia que los grupos que cuentan con pocas especies y pocos individuos. Casi el 80% de las especies animales existentes son artrópodos, pues tan sólo la clase insecta tiene aproximadamente un millón de ellas. Los nemátodos son los únicos que rivalizan con los artrópodos en cuanto a número de individuos.

En segundo lugar, que una gran variedad de especies invada todos los hábitat posibles es señal de éxito evolutivo. Los artrópodos se han extendido verdaderamente a casi toda clase de microambientes y tienen distribución cosmopolita. Los insectos y los arácnidos superan muy probablemente a los mamíferos como conquistadores del medio terrestre. El exoesqueleto quitinoso y articulado de los artrópodos proporciona máxima protección contra la deshidratación y los depredadores, al mismo tiempo que permite una considerable libertad de movimiento. La adquisición de mecanismos reproductivos como el pene extensible y la fecundación interna también ha facilitado la vida en hábitat áridos.

Un tercer indicio del éxito biológico de los artrópodos es la forma en que estos, sobre todo los insectos, han coevolucionado con las plantas y otros animales para asegurar su supervivencia mediante

interacciones mutualistas. La polinización de las plantas por los insectos es uno de los muchos ejemplos de tales intercambios adaptativos. Quizás ningún otro grupo ha logrado un aprovechamiento tan completo de ciertos microambientes generados por la humanidad. Por ejemplo, las cucarachas y las chinches han aprovechado al máximo las riquezas y los placeres de la civilización. Las abejas proporcionan un servicio y son criadas por los apicultores; por el contrario, las langostas (saltamontes del orden **Orthoptera**) y los escarabajos (orden **Coleoptera**) ejercen devastadores efectos sobre los cultivos de los cuales se alimentan.

32.11 ¿Cuáles son las posibles desventajas del exoesqueleto quitinoso (cutícula)?

Cada estructura producida por un organismo implica un costo en energía y en recursos materiales asignados a dicha estructura. Sin embargo, es obvio que las ventajas que representa el exoesqueleto protector justifican el pequeño gasto de recursos metabólicos.

Un segundo problema pudiera ser la restricción de la flexibilidad. La presencia de un número suficiente de articulaciones compensa la rigidez del esqueleto entre una articulación y otra. Las áreas limitrofes entre la cabeza y el tórax, entre éste último y el abdomen y todos los puntos de unión de las patas, están sumamente articulados con el fin de proporcionar un alto grado de flexibilidad.

La gran desventaja del esqueleto surge de la necesidad de que el artrópodo crezca dentro de las paredes quitinosas de la armadura que lo contiene. En la mayoría de los artrópodos ocurre una serie de **mudas**, durante las cuales la rígida cutícula externa se rompe y se abre para ser desechada; la cutícula interior más suave es reabsorbida. El individuo, desnudo y vulnerable inmediatamente después de la muda, procede a secretar una nueva cutícula protectora. Estas mudas permiten que el artrópodo crezca a la vez que conserva una cutícula que se renueva periódicamente. La muda es un fenómeno que forma parte de los patrones específicos de metamorfosis total o parcial que se observa en cada especie. La metamorfosis de los insectos es particularmente asombrosa.

32.12 ¿Qué ejemplo notable de evolución convergente se observa en los cefalópodos, en la mayor parte de los artrópodos y en los vertebrados?

Los tres grupos han adquirido evolutivamente un órgano sensorial sumamente complejo y eficiente: el **ojo**, que es muy sensible a la luz y forma imágenes del **ambiente** (entorno) circundante. Los ojos de los seres humanos (vertebrados) y de los pulpos (cefalópodos) son muy parecidos y se denominan ojos tipo **cámara fotográfica**. Un diminuto diafragma (**pupila**) permite la entrada de luz en la cámara (globo del ojo), que contiene una lente de enfoque (**crystalino**). Esto hace que ¡a imagen se proyecte sobre una

película fotosensible (**retina**). Aunque de semejanza notable en estos dos grupos principales, dicha estructura ocular surgió independientemente en el transcurso de la evolución. En cuanto a los artrópodos, sus ojos son compuestos. De cualquier forma, en los tres casos los ojos funcionan de una manera parecida y sumamente eficiente.

32.13 Tanto en los vertebrados como en los artrópodos, la mandíbula es una estructura articulada y móvil que rodea la boca. Sirve para capturar e iniciar la degradación de las presas o partículas alimenticias de gran tamaño. Las mandíbulas pueden cerrarse con fuerza considerable, por lo que también sirven como medio de defensa. ¿En qué difiere la mandíbula de los vertebrados de la de los artrópodos?

La mandíbula de los vertebrados está formada por los huesos del esqueleto situados en la región branquial. Por el contrario, las de los artrópodos son apéndices anteriores modificados. Las mandíbulas de los vertebrados están articuladas (conectadas) de modo que se mueven hacia arriba y hacia abajo. Las de los artrópodos se mueven lateralmente.

32.14 ¿Cuál es la función de cada una de las siguientes estructuras del huevo del **Ido Ico** (amniótico) de los reptiles y de las aves: saco vitelino, alantoides, amnios, corion y cascarón?

Saco vitelino: contiene una reserva alimenticia especialmente rica en grasas da alto contenido calórico

Alantoides: una cámara para el intercambio de gases y la eliminación de desechos nitrogenados

Amnios: un compartimiento que actúa como un colchón de agua dentro del cual el embrión puede desarrollarse con un mínimo de impactos mecánicos, además constituye una abundante reserva de agua

Corion: una membrana externa que rodea y protege al embrión junto con sus sacos vitales

Cascarón: una cubierta coriácea o quebradiza que protege al huevo en su totalidad, pero que al mismo tiempo permite el libre intercambio de gases

32.15 ¿Cuáles son las principales diferencias entre los mamíferos y los reptiles?

Muchas de las diferencias se centran en la mejor adaptación de los mamíferos a la vida terrestre. Estos son endotérmicos, mientras que los reptiles sólo regulan de manera parcial la temperatura de su cuerpo. Esta cualidad permite a los mamíferos mantener un grado alto y relativamente constante de actividad metabólica independiente de las fluctuaciones de temperatura ambientales. En lugar de una piel escamosa como la de los reptiles, los mamíferos poseen

una suave piel cubierta de pelo. El pelaje les proporciona un eficaz sistema de aislamiento.

El ventrículo del corazón de los mamíferos está dividido en dos, por lo que en realidad ese órgano consta de cuatro cámaras completas. El ventrículo del corazón de los reptiles sólo está dividido parcialmente. A esto se debe que el corazón de los mamíferos resulte más eficiente en cuanto se refiere a separar la sangre oxigenada (arterial) de la desoxigenada (venosa), lo cual es un rasgo muy útil en los organismos que tienen una tasa metabólica elevada. El desarrollo del encéfalo de los mamíferos es mucho más avanzado que el de los reptiles, lo que dotó a los primeros con un conjunto más complejo de respuestas nerviosas; por ejemplo, sentimientos, capacidad de asociación y habilidades motoras finas. Las extremidades están situadas en una posición

más directa debajo del cuerpo, lo cual les facilita el movimiento de carrera. Asimismo, los mamíferos tienen un diafragma muscular cuya función es incrementar la eficiencia del flujo de aire a través de los pulmones, otro requisito para los organismos activos.

Quizás la diferencia clave esté en los patrones reproductivos de los mamíferos. La fecundación no sólo es interna, sino que el embrión y posteriormente el feto se desarrollan dentro del útero de la hembra. Las hembras de casi todos los mamíferos cuentan con una placenta, es decir, una estructura de intercambio metabólico entre la madre y el feto. Después del **parto** (nacimiento), la cría o crías son alimentadas con la leche secretada por las glándulas mamarias y que los pequeños succionan a través de las tetas de la madre.

Problemas complementarios

- 32.16** Un sistema alternativo que pudiera sustituir al amplio esquema de clasificación animal basado fundamentalmente en la dicotomía entre protostomados y deuterostomados tendría que fincarse en la ausencia o presencia de ciertas clases de a) antenas. b) celomas. c) cubiertas dérmicas, d) meta morfosis, e) pigmentos sanguíneos.
- 32.17** La mayoría de los animales son a) diploides. b) haploides. c) heterotróficos, d) a y c. e) b y c.
- 32.18** El cuerpo en forma de saco de la esponja es a) poroso, b) impermeable, c) quitinoso. d) a y c. e) by c.
- 32.19** Seleccione el término de la columna B que mejor corresponda a la frase descriptiva de la columna A.
- 32.22** ¿Cuál es más grande? a) la larva después de la segunda muda, b) la larva original.
- 32.23** ¿Cuáles tienen mayor número de extremidades? a) los insectos, b) las arañas.
- 32.24** ¿Cuáles de estos insectos tienen más pares de alas? a) los lepidópteros (mariposas), b) los dípteros (moscas).
- 32.25** ¿Cuál tiene más brazos? a) la estrella de mar. b) el pulpo.
- 32.26** ¿Cuál periodo de gestación es más largo? a) el de los elefantes, b) el de los seres humanos.
- 32.27** Los peces jamás tienen pulmones. a) Verdadero b) Falso

	A	B
	1. Ponera y Cnidaria	a) Diploblásticos
	2. Característica distintiva de los platelmintos	b) Triploblásticos
	3. Arthropoda y Anneiida, pero no Chordata	c) Protostomados
	4. Echinodermata pero no Mollusca	d) Deuterostomados
	5. Annelida pero no Nematoda	e) Celoma verdadero
	6. Cavidad rodeada por el mesodermo	
32.20	¿Cuál grupo tiene mayor número de especies? a) cnidarios. b) moluscos,	32.28 Los peces óseos (teieósteos) son siempre de mayor tamaño que los peces cartilaginosos (condrictios). a) Verdadero b) Falso
32.21	¿Cuál de estos grupos tiene una concha de mayores dimensiones? a) gastrópodos, b) cefalópodos.	32.29 Puesto que los peces de aletas lobuladas tienen pulmones y branquias es probable que dieran

- origen a los vertebrados terrestres.
a) Verdadero b) Falso
- 32.30 Las ranas pueden tener fecundación interna,
a) Verdadero b) Falso
- 32.31 Los mamíferos dieron comienzo a su expansión evolutiva después de que ocurrieron las extinciones masivas registradas hace unos 65 a 70 millones de años
a) Verdadero b) Falso
- 32.32 Las hembras de los mamíferos acuáticos no producen leche, a) Verdadero b) Falso

Respuestas

- | | | | | | | | |
|-------|------------------------------------|-------|----|-------|----|-------|----|
| 32.16 | b) | 32.21 | a) | 32.25 | b) | 32.29 | a) |
| 32.17 | d) | 32.22 | a) | 32.26 | a) | 32.30 | b) |
| 32.18 | a) | 32.23 | b) | 32.27 | b) | 32.31 | a) |
| 32.19 | 1—a); 2—b); 3—c); 4—d); 5—e); 6—e) | 32.24 | a) | 32.28 | b) | 32.32 | b) |
| 32.20 | b) | | | | | | |

Los primates

Es probable que los ancestros más inmediatos de los primates contemporáneos hayan sido un grupo de insectívoros relativamente desconocidos (en términos humanos) y cuyo aspecto era semejante al de las actuales musarañas arborícolas. Los primates ("de primera categoría") fueron llamados así por el hombre quien considera, obviamente, que como mamíferos su propio orden es el de mayor importancia. Es probable que, si los ratones o las ratas fueran los autores de la taxonomía, el grupo de los roedores recibiera el título de "primates".

Según parece, los primates evolucionaron como organismos netamente arborícolas, cuando menos al principio. Sus dedos están relativamente poco especializados y son excelentes para afianzar enredaderas o las ramas de los árboles.

EJEMPLO 1 Muchos mamíferos —por ejemplo, las ballenas— modificaron la disposición original de cinco dedos en las extremidades anteriores y las convirtieron en estructuras tan especializadas como las aletas pectorales. Los cinco dedos del caballo se convirtieron en un casco con un solo dedo. (De hecho, el casco es la uña de ese dedo único.) Por su parte, los primates conservaron los cinco dedos y la disposición articular de la primitiva estructura reptiliana.

En el transcurso de la evolución de los primates ocurrieron cambios en la visión, modificaciones de la pelvis para adoptar la postura bípeda, variaciones conductuales y, por último, una asombrosa expansión de los centros cerebrales superiores. El desarrollo filogenético de los simios más avanzados y de los seres humanos se caracteriza por la tendencia a descender de los árboles y adoptar una existencia terrícola.

33. 1 LINAJES DE LOS PRIMATES

Los primates aparecieron en el mundo hace más de 65 millones de años (Fig. 33.1). El orden Primates actual (clase Mammalia) consta de dos subórdenes: prosimios (lémures, tarseros, etc.) y antropoidea (monos, simios y seres humanos). Al principio de la evolución de

los primates dominaron los prosimios, mas en la actualidad quedan pocos y están confinados a unas cuantas regiones del planeta; por ejemplo, Madagascar. Es factible que el antiguo tronco de los prosimios diera origen tanto a los prosimios modernos como a los antropoides.

Existen seis familias de prosimios, aunque algunos zoólogos colocan a la familia Tupalidae (musarañas arborícolas) en el orden Insectívora tomando por base la naturaleza primitiva de ese grupo. Los prosimios modernos mejor estudiados son los lémures, los tarseros y los lorís. Las características de los prosimios están ubicadas en el punto medio entre las de los insectívoros y las de los monos.

EJEMPLO 2 El tarsero tiene las dimensiones aproximadas de una rata grande y en el suelo se desplaza de modo parecido al de los canguros. Su cabeza gira casi en redondo, de modo que puede ver lo que tiene a sus espaldas. En cuanto a dimensiones cerebrales relativas y a la forma de su nariz es muy semejante a los monos.

Una vez apartada la línea de los prosimios, el tronco filogenético restante (Anthropoidea) queda integrado por tres linajes: monos, simios y homínidos (seres humanos). El origen de los monos se remonta a unos 50 millones de años. Lo primero que ocurrió es que los monos del nuevo mundo se apartaron de la línea ancestral de los primates. Los monos del viejo mundo surgieron posteriormente como un linaje aparte.

EJEMPLO 3 Los monos del nuevo mundo son originarios de Sudamérica. Todos son arborícolas, pero sólo la mitad de los grupos presenta cola prensil. Casi todos carecen de pulgar oponible, lo cual los distingue de los primates más evolucionados. Pertenecen a la superfamilia Cebidae. Sus fosas nasales son anchas y se proyectan hacia los lados, de modo que la nariz tiene aspecto plano; a esto se debe la antigua denominación del grupo: platirrinos ("de nariz plana"). Los monos capuchinos o monos araña utilizados por los organilleros son ejemplos de monos del nuevo mundo.

Los monos del viejo mundo pertenecen a la superfamilia Cercopithecoidea. Su morro es largo y estrecho y sus fosas nasales están muy juntas, lo cual motivó su antiguo

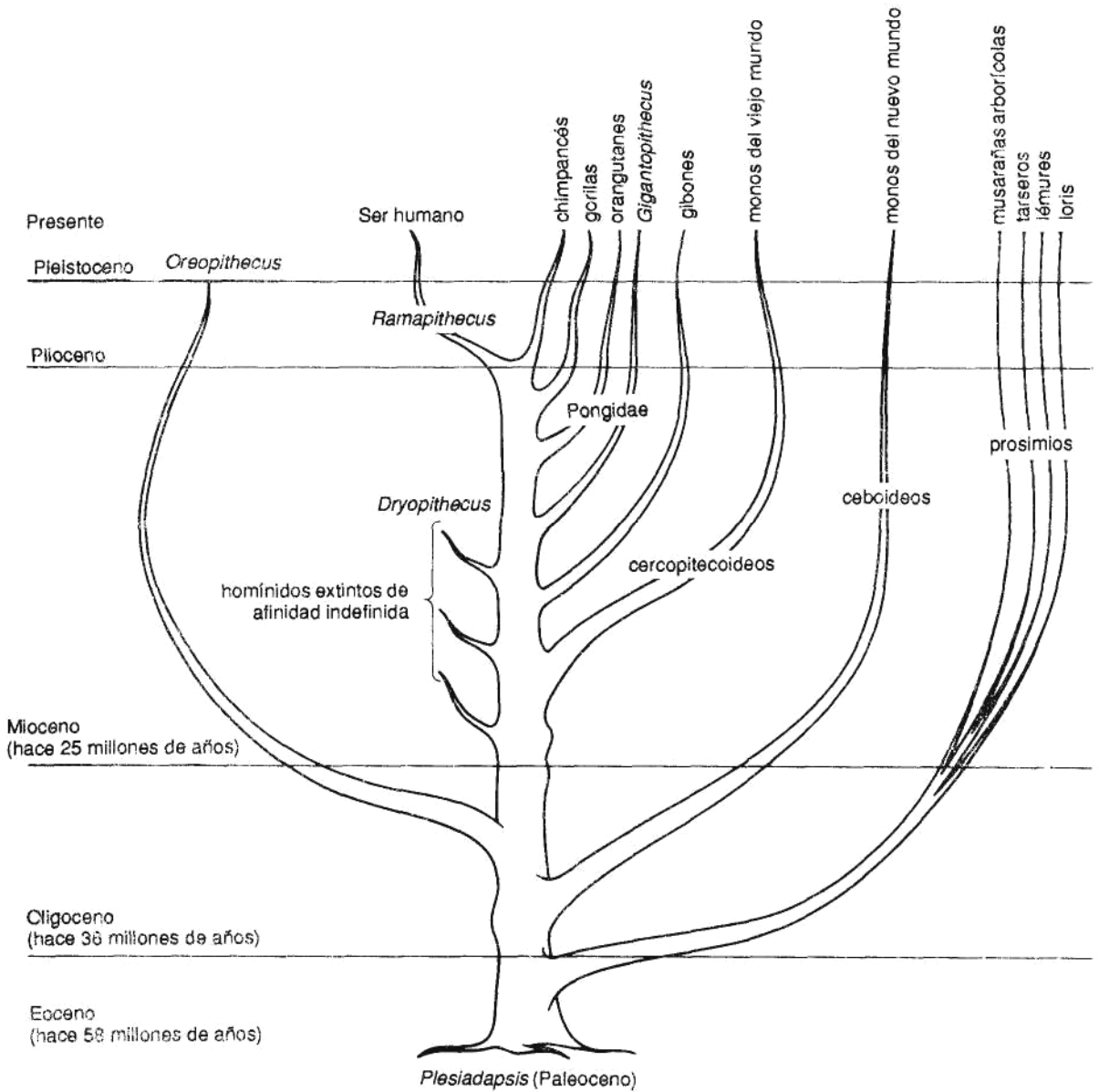


Fig. 33.1 Evolución de los primates.

nombra; catarrinos. Sus rabos son cortos y jamás los usan para columpiarse de las ramas. Sus pulgares son oponibles y sólo tienen dos premolares en vez de los tres que se observan en otros grupos. Es probable que de ellos se derivaran varios grupos de simios extintos, pero fuera de eso no tienen ningún otro linaje de descendientes claramente representado. Los babuinos son un ejemplo de este grupo.

Después de haber separado a los monos, el único linaje restante es la **línea de los hominoideos**. El paleoanatomista George Gaylord Simpson sugirió agrupar esa línea en una superfamilia denominada Hominoidea. Esta enorme categoría abarca: 1) los simios menores (**Hylobatidae**), 2) los grandes simios (**Pongidae**) y 3) los seres humanos (**Hominidae**). Algunos taxónomos ya no

aceptan la separación entre los simios menores y los grandes simios. El **gibón** es un ejemplo de simio menor. Los grandes simios son el orangután (*Pongo*), el chimpancé (*Pan*) y el gorila (*Gorilla*). Existen dos especies de chimpancé, pero el gorila y el orangután son las únicas especies de sus respectivos géneros. Los seres humanos modernos también son una sola especie del género (*Homo sapiens*).

Los fósiles de simios primitivos más antiguos que se conocen datan de hace unos 35 millones de años. Esos simios fueron denominados *Aegyptopithecus*, "el simio de los albores". Puesto que el linaje así establecido fue ni más ni menos que la línea de los homínidos, se considera que estos simios primitivos fueron el ancestro común de los simios modernos y los seres humanos. Antes se pensaba que la divergencia entre los simios y los seres humanos había ocurrido hace más de 10 millones de años. Sin embargo, teorías más recientes sugieren que esa divergencia ocurrió hace apenas 6 millones de años.

EJEMPLO 4 Es muy común considerar que todos los simios pertenecen a un solo grupo muy independiente del de los seres humanos. Esto parece justificarse al efectuar un análisis de sus características morfológicas. Sin embargo, la perspectiva cladística (estudio molecular de la ramificación evolutiva) de los primates avanzados sugiere que el gibón se apartó de la línea de los homínidos hace casi 12 millones de años y que el orangután hizo lo propio hace unos 10 millones de años. Las pruebas de esa divergencia se obtuvieron mediante el análisis de las diferencias de estructura proteínica que hay entre los simios actuales. Con todo, ese tipo de pruebas no goza de aceptación universal como medida del intervalo de separación entre esos dos grupos. Por otra parte, si se aceptan las pruebas de "datación", la distancia entre el ser humano y los gorilas y chimpancés es menor que entre estos simios y el gibón o el orangután. En la actualidad esta es una posición minorista, mas poco a poco se están acumulando pruebas a favor del análisis cladístico.

El establecimiento y el rastreo evolutivo del linaje de los homínidos han sido muy difíciles, mas no por falta de pruebas. Por el contrario, se trata del desconcierto resultante de la abundancia de descubrimientos fósiles, que complican el cuadro y fomentan controversias entre paleoantropólogos (científicos que estudian al ser humano a través del análisis de fósiles) rivales. Hace tiempo se suponía que un fósil denominado *Procónsul* era el ancestro común de los simios y los seres humanos. Hoy día se piensa que *Procónsul* pertenece más bien al linaje de los simios.

33.2 CARACTERÍSTICAS DE LOS PRIMATES

La expansión inicial de los prosimios fue hacia los árboles. Modificaciones subsecuentes de esos antiguos prosimios ancestrales dieron a sus descendientes mayor aptitud para llevar una existencia arborícola.

Las flexibles articulaciones escapulares de la mayor parte de los monos y los simios les permiten columpiarse de una rama a otra. Esta locomoción tipo "péndulo móvil" fue denominada **braquulación** (del latín *brachium*, "brazo") por Sir Arthur Keith, quien se percató de la gran eficacia de ese mecanismo en los medios selváticos. Otra modificación fue la "migración" de los ojos hacia el centro de la cara. Esto permite a los primates superponer las imágenes de ambos ojos y eso se traduce en profundidad de percepción visual, fenómeno indispensable para todo animal que viva en sitios a gran altura. Otro requisito para supervivencia en los peligrosos sitios de anidación entre las ramas de los árboles fue un intenso y prolongado periodo de cuidado para las pocas o la única cría que tiene cada hembra. Incluso los primates que como el ser humano ya descendieron de los árboles siguen prodigando esos cuidados a sus hijos.

La mayoría de los primates pueden afianzar objetos con su poderoso y flexible dedo mayor del pie, pero esa capacidad ya se perdió en los grupos bípedos erectos como el ser humano. Sin embargo, casi todos los primates y en particular los de evolución más reciente tienen manos con pulgar oponible, lo cual no sólo les permite sujetar objetos, sino realizar una variedad de acciones relacionadas con la manipulación del medio. Es muy factible que esta capacidad, aunada al notable desarrollo de la **neocorteza** (cerebro), sea lo que ha conferido a los simios y en particular al ser humano su máximo talento para sobrevivir. En el caso de los primates erectos, tener las manos libres para realizar actividades que van desde la confección de instrumentos y utensilios hasta hacer el amor se convirtió en terreno fértil para el surgimiento de complejas interacciones grupales y, en última instancia, para el desarrollo de una cultura. Estas características sociales fueron fomentadas por el enorme tamaño y las numerosas circunvoluciones del cerebro de los homínidos. En estos ocurrió una expansión muy notoria de la capacidad de asociación, del habla y de los movimientos motores finos.

33.3 LA HUMANIDAD Y SU DESTINO

Primero en África y luego en Europa y Asia se descubrieron un gran número de criaturas fósiles de aspecto simiesco. Estos primates prosperaron durante varios millones de años y se cree que ellos o sus descendientes se convirtieron en los simios y los seres humanos modernos. La divergencia de este grupo, llamado de los **driopitécidos** ("simios arborícolas"), dio por resultado la formación de varios géneros. Uno de ellos, *Ramapithecus*, vivió hace unos 10 millones de años. Puesto que tienen algunas características homínoides, muchos antropólogos opinan que esos homínidos fueron un ancestro específico del ser humano. Sin embargo, otros rechazan

esa hipótesis y afirman que la divergencia final entre los seres humanos y los simios ocurrió hace sólo 5 millones de años, de modo que *Ramapithecus* muy bien pudo ser un ancestro común de los simios y el ser humano.

EJEMPLO 5 El arco dental de *Ramapithecus* es más pequeño que el de los simios. Esto sugiere la forma del arco dental humano. Las manos de los seres humanos realizan buena parte de la actividad de rompimiento y desgarramiento de alimentos duros, mientras que en la mayoría de los simios los dientes son prácticamente el único instrumento para efectuar esas tareas. Los patrones de desgaste de las piezas dentales de los individuos de *Ramapithecus* sugieren que además de los dientes también usaban las manos para desmenuzar sus alimentos.

Los primeros seres humanos fueron los **australopitécidos** ("simios del sur"), primates de corta estatura muy diferentes a los seres humanos modernos y llamados así porque fueron descubiertos por primera vez en una cantera de Sudáfrica en el año de 1924. Correspondió a Raynond Dart identificarlos. Uno de los aspectos más interesantes de los australopitécidos es que, a pesar de que su cerebro no era particularmente grande, fueron claramente bípedos.

EJEMPLO 6 Lo más probable es que los primeros australopitécidos vivieran hace unos 3.5 millones de años. Uno de los australopitécidos fósiles mejor estudiados es **Lucy**, esqueleto bastante completo descubierto en 1974 en la región Afar de Etiopía y bautizado con ese nombre por el paleoantropólogo Donald Johanson. En opinión del investigador, este notable espécimen merece ser colocado en una especie aparte: *Australopithecus afarensis*. No obstante, otros paleoantropólogos opinan que Lucy (y otros miembros de esa familia descubiertos posteriormente) son simples variantes de una especie más común: *A. africanus*.

Se descubrieron australopitécidos más recientes y de complexión mucho más musculosa y robusta que su ancestro *A. africanus* (o *A. afarensis*). Se les dieron los nombres de *A. robustus* y *A. boiseri*. La mayoría de los paleoantropólogos opinan que fueron los australopitécidos, cuya complexión es más delicada y pequeña, los que finalmente dieron origen al género *Homo* y en última instancia, al hombre moderno. Una posibilidad es que *A. afarensis* haya sido el antepasado de *Homo habilis* y que este último fuera a su vez el ancestro del ser humano moderno. Puesto que tenían un volumen encefálico de 450 mL, estos australopitécidos debieron ser más parecidos al chimpancé actual (capacidad encefálica de unos 400 mL) que al ser humano (aproximadamente 1400 mL).

El primer representante fósil del género *Homo* fue *H. habilis*, cuyo volumen encefálico es de aproximadamente 650 mL. *Homo habilis* ("hombre hábil") fue

descubierto junto con sencillos implementos de piedra en la región de Olduvai Gorge, Sudáfrica. Quizá tuvo su origen hace unos dos millones de años y probablemente coexistió con los australopitécidos.

Los diversos representantes de la especie *H. erectus*, que aparecieron hace más de 1.5 millones de años, se encuentran mucho más cerca del ser humano moderno. Es posible que estos "hombres erectos" aún estuvieran vivos hace unos 25 000 años.

H. erectus es el primer ejemplo de ser humano verdadero en el sentido moderno. Tenía mayor tamaño que otras formas precedentes, pues sus dimensiones son muy cercanas a las de nuestra especie. Además, su capacidad encefálica de 1000 mL tampoco está muy lejos de la del ser humano actual.

Los restos esqueléticos sugieren que *H. erectus* caminaba con pasos muy semejantes a los nuestros. Estos hombres debieron ser grandes caminadores, porque a diferencia de los australopitécidos, que sólo han sido encontrados en África, *H. erectus* habitó también en Europa y Asia. Un interesante hecho que quizá se relaciona con la migración hacia regiones boreales más frías son las pruebas de que algunos grupos de *H. erectus* (en China y España) ya habían domesticado el fuego y lo usaban para cazar y calentar las cuevas en las cuales habitaban. Es muy probable que el fuego les sirviera para ahuyentar animales de gran tamaño hacia pantanos u otros sitios inhóspitos donde su aniquilación era más fácil para las partidas de cazadores primitivos.

Uno de los descubrimientos más sorprendentes entre los restos de *H. erectus* es la presencia de implementos de piedra labrados prolijamente. Esto significa que las piedras no eran cortadas siguiendo simplemente un plano de fractura, sino que eran labradas hasta convertirlas en hachas de mano de varias caras y con mango aparte. Los implementos pétreos más refinados de *H. erectus* han sido descritos por los antropólogos como estilo aqueuano. Puesto que la actividad básica de las tribus de *H. erectus* era la caza de grandes especies, lo más seguro es que esos utensilios les sirvieran para separar la carne de los huesos da sus presas.

Es muy factible que *H. erectus* se traslapara con *H. habilis* y *H. sapiens*; desde luego, este último ("hombre sabio") es nuestra especie. En la actualidad, el hombre simio de Java descubierto en esa isla por Eugene Dubois en 1891 y el hombre de Beijing (Pekín) de la China centra! se consideran ejemplos de *H. erectus*. En principio fueron denominados *Pithecanthropus erectus*. Estos fueron algunos de los primeros grupos de fósiles descubiertos en Europa y Asia.

Los seres humanos modernos están representados por fragmentos fósiles descubiertos en Swanscombe, Inglaterra, y en las cavernas de la región Neanderthal de Alemania. Los especímenes de Neanderthal representan un grupo llamado *H. sapiens neanderthalis*, el cual vivió

desde hace 200 000 años hasta hace sólo 35 000 años. En general, se piensa que estos seres humanos modernos —caracterizados por una mandíbula enorme, grandes rebordes frontales y frente marcadamente inclinada hacia atrás— fueron brutos e ignorantes, mas lo cierto es que desarrollaron una cultura sofisticada en la que ya existían ritos funerarios y otras costumbres sociales complejas. Tallaban bolas de pedernal, fabricaban implementos de perforación y cuchillos primitivos y elaboraban pigmentos minerales. Es factible que estos hombres se hayan fusionado con nuestro grupo actual, denominado *H. sapiens sapiens*, aunque otra posibilidad es su extinción. Los hombres de Cro-Magnon, que ya forman parte de nuestro grupo actual, surgieron hace unos 35 000 años en el occidente de Europa y desaparecieron hace aproximadamente 10 000 años. Desde el punto de vista físico no tienen diferencias respecto a las razas humanas contemporáneas; asimismo, su nivel cultural es equiparable al de los grupos humanos actuales. Su volumen encefálico y sus características faciales son comparables a las del ser humano moderno. Una de sus manifestaciones más asombrosas fueron las magníficas pinturas rupestres que realizaron, logro que sugiere una considerable aptitud técnica y la posibilidad de que tuviesen rituales de magia animista (Cap. 1).

Hoy día, la evolución del ser humano se distingue por un conjunto de influencias autodirigidas y de autoconciencia. La existencia de una compleja cultura simbólica permite que las civilizaciones modernas encaucen la evolución de los homínidos a través de la manipulación del ambiente, el control de la reproducción, el combate de las enfermedades e incluso la modificación intencional de los genes para obtener productos preconcebidos. Algunas de las consecuencias deplorables de ese proceso de civilización ha sido la amenaza de extinción que pesa sobre muchas especies y el peligro en que se encuentra el bienestar y la supervivencia del propio ser humano en tanto que existen armamentos nucleares.

33.4 ERRORES DE INTERPRETACIÓN DE LA RELACIÓN EVOLUTIVA ENTRE EL SER HUMANO Y LOS SIMIOS

Es erróneo suponer que los seres humanos provienen de una criatura similar o idéntica a los simios modernos. Lo que sucedió en realidad es que el ser humano y los simios descendieron por igual de un ancestro común cuyo aspecto, casi seguramente, fue muy distinto al de los simios modernos si se consideran ciertas características específicas. Los simios y los seres humanos divergieron evolutivamente hace unos 8 millones de años y a partir de entonces siguieron distintas rutas adaptativas.

Muchos detractores del evolucionismo presuponen que esta teoría postula la idea de que un simio semejante al gorila actual dio origen al ser humano en un lapso muy corto (miles de años). Estas opiniones impiden una consideración abierta del valor de la teoría evolutiva en cuanto a que explica la diversidad de los organismos.

Otra falsa idea que suele ir de la mano con la anterior es que la evolución siempre ocurre en línea recta (evolución ortogénica) desde una forma ancestral hasta un organismo bien adaptado y relativamente permanente, pasando por una serie de formas intermedias. En realidad, el proceso evolutivo es ininterrumpido y en la mayoría de los casos los linajes se desarrollan como arbustos en vez de hacerlo como árboles. No existen formas especiales de las que pueda decirse que son la expresión total de un solo linaje; por el contrario, la ramificación es continua y sólo en raros casos surgen series que constituyen linajes inmutables. En el caso de los seres humanos, el linaje de los homínidos produjo varios géneros y especies, las cuales pudieron haber coexistido por largos periodos. Por supuesto, al mismo tiempo los diversos grupos de simios seguían sus propias líneas evolutivas, algunas de las cuales condujeron hacia los simios modernos, en tanto que otras se extinguieron. Muchas de esas formas extintas fueron ramas del linaje de los simios, de modo que no pudieron ser los ancestros directos de los simios modernos. La lección importante es que, una vez ocurrida la remota divergencia entre el tronco de los homínidos (seres humanos) y el de los póngidos (simios) durante la evolución de los primates, cada uno de esos grupos fue afectado por un diferente proceso de selección.

Un tercer error es que todos los caracteres relacionados con los homínidos aparecieron al unísono o que, por lo menos, iniciaron su desarrollo en forma simultánea. Desde luego, eso no ocurrió jamás. Según parece, caracteres como la postura erecta estaban establecidos mucho antes de que aparecieran otros rasgos distintivos de los homínidos.

Una cuarta idea, sostenida desde hace tiempo por los proponentes del creacionismo, es que la aceptación de la descendencia evolutiva del ser humano es incompatible con la creencia en la deidad judeocristiana en particular y con la fe religiosa en general. Esto no es cierto y su falsedad queda demostrada con la activa participación de figuras religiosas tan prominentes como el reverendo Teilhard de Chardin en el planteamiento de la teoría evolutiva y la realización de investigaciones de campo. A pesar de que los miembros de ciertas sectas fundamentalistas que creen a pie juntillas en la interpretación literal de la Biblia quizá se enfaden con los planteamientos evolutivos, la inmensa mayoría de los creyentes pueden lograr la armonía entre sus creencias intelectuales y espirituales.

Problemas resueltos

- 33.1 ¿Qué características de los primates permiten localizarlos en el subphylum Vertebrata?

Todos los vertebrados poseen una columna vertebral en torno a la médula espinal y cuentan con un complejo encéfalo verdadero protegido por un cráneo. Esto se cumple en todos los primates actuales. Asimismo, los vertebrados presentan cola posanal. Desde luego, todos los primates cuentan con esa cauda [que de hecho sirve como órgano de sujeción (prensil) a varios prosimios y monos] o bien descienden de ancestros que la tuvieron y aún exhiben los vestigios de ella en forma de un **coxis**. Otra característica que todos los primates comparten con el resto de los vertebrados es la presencia de un corazón ventral, aunque este rasgo no es privativo del subphylum.

- 33.2 En opinión del lector, ¿cuál es la importancia relativa del encéfalo "olfatorio" en comparación con el encéfalo "visual" en cuanto a la evolución primitiva?

Muchas de las principales características de la evolución de los primates se relacionan con su adaptación a la vida arborícola. Entre ellas cabe destacar la flexibilidad de las articulaciones escapulares, una cola prensil, un pulgar oponible que permite sujetar cosas y manipular ciertas características del medio, la reducción del hocico largo y la transformación de las garras especializadas en uñas planas cuya forma es más acorde a los dedos largos y delicados de estos animales.

Puesto que la visión es mucho más importante que el olfato para los organismos arborícolas, una de las tendencias evolutivas de los primates fue hacia la mayor predominancia y desarrollo de las áreas visuales del encéfalo (situadas principalmente en la zona occipital de la región posterior del cerebro) en comparación con los pequeños centros olfatorios (rinencéfalo), los cuales se localizan en la parte anterior del cerebro y se prolongan hacia el morro.

Los más primitivos de los primates actuales son los lémures, cuyas dimensiones no son mayores que las de una rata de buen tamaño. Aunque son básicamente arborícolas cuentan con encéfalo olfatorio, lo cual sugiere una divergencia mínima respecto a sus ancestros terrícolas: los insectívoros. Por otra parte, los tarsos arborícolas, un poco más evolucionados, no sólo tienen encéfalo visual sino sus ojos están situados en una posición más mediana que la de los lémures. Esta nueva posición ocular permite el traslape de los campos visuales y brinda a los animales la posibilidad de percibir la profundidad. La importancia de la visión para un prosimio como el tarsario también se refleja en la rara aptitud descrita por la siguiente rima:

El tarsario es una bestezuela sin par
pues sus ojos en torno no puede girar,
mas cuando sentado descansa
teniendo hacia oriente la panza
su testa voltea para el ocaso mirar.

A pesar de que sólo unos cuantos monos y simios son arborícolas, todos tienen encéfalo visual. Es indudable que los simios y los seres humanos evolucionaron hacia una existencia terrícola, pero su encéfalo no dejó de ser esencialmente visual (esto es un ejemplo del retraso que puede haber entre las modificaciones del estilo de vida y los cambios morfológicos adecuados). En casi todos los primates, la tendencia hacia un mayor encéfalo visual ha ido acompañada por una reducción del hocico. Este último funciona como órgano de amplificación del sentido del olfato, de modo que esta tendencia evolutiva de los primates concuerda con las predicciones teóricas.

- 33.3 ¿Cuáles son las principales diferencias entre los simios y el ser humano?

1. La primera diferencia, evidente incluso en los australopitécidos más primitivos, es la postura erecta y el bipedalismo (locomoción sobre las extremidades posteriores) del ser humano. Junto con la adquisición de la postura erecta ocurrió un desplazamiento de la posición del cráneo, que ahora está más o menos centrado en la cúspide de la columna vertebral. En los simios la columna vertebral se encuentra unida a la región posterior del cráneo. Este reajuste ocurrido en las formas humanas dio mejor soporte al cráneo y facilitó la postura erecta de todo el cuerpo.
2. El dedo mayor del pie de los simios es largo y oponible a los demás dedos. En todos los miembros del género *Homo*, el dedo mayor del pie es pequeño y se encuentra alineado con los demás dedos. A pesar de que el pie humano ya no es prensil, sus cinco dedos alineados constituyen una mejor base de soporte para el animal erecto.
3. Tanto las mandíbulas como los dientes de los seres humanos están muy reducidos. Esto hace que el morro sea más estrecho. Los labios son sumamente móviles y se prestan para cumplir funciones sociales; por ejemplo, hablar o besarse.
4. Los rebordes frontales de los simios están muy reducidos en el ser humano. Este último posee frente amplia y despejada, lo cual se relaciona con el mayor volumen craneal necesario para su encéfalo anterior.
5. Es probable que la diferencia más significativa entre los simios y el ser humano sea el

considerable incremento del volumen encefálico de los homínidos más recientes. La mejor manera de ilustrar esa diferencia es comparar las capacidades craneales de diversos representantes de los dos linajes:

Especie	Volumen craneal, mL
Chimpancé	400
Gorila	550
<i>Australopithecus africanus</i>	500
<i>Homo habilis</i>	650
<i>Homo erectus</i>	1000
<i>Homo sapiens</i>	1400

6. Quizá una de las consecuencias del mayor volumen encefálico —sobre todo en *H. sapiens*— fue el desarrollo de una compleja cultura simbólica. Entre las características de esa cultura está una refinada habilidad para fabricar utensilios.

33.4 Establezca una comparación entre *H. sapiens neanderthalis* y el hombre de Cro-Magnon (*H. sapiens sapiens*).

A pesar de que ambos grupos han sido clasificados como seres humanos modernos, se considera que el hombre de Cro-Magnon es más cercano a las formas contemporáneas y que de él se derivaron posiblemente algunas de las poblaciones actuales de Europa. Los hombres de Neanderthal aparecieron hace unos 300 000 años y todo parece indicar que se extinguieron hace unos 35 000 años. Por su parte, los hombres de Cro-Magnon vivieron desde hace 30 000 años hasta hace unos 10 000 años.

El rostro del hombre de Neanderthal era tosco, pues tenía rebordes frontales grandes y mandíbula inferior prominente. Por el contrario, los hombres de Cro-Magnon eran más altos y menos robustos que los de Neanderthal y su rostro era más recto, con una moderna nariz prominente, sin rebordes frontales y con barbilla bien definida. Es muy común que al ver la frente de los hombres de Neanderthal tan inclinada hacia atrás se piense equivocadamente que eran menos inteligentes que el ser humano de hoy día. Lo cierto es que sus cerebros pudieron ser incluso un poco más grandes que los actuales. Ambos grupos tienen volúmenes encefálicos mucho mayores que el de *H. erectus*.

En los dos se aprecian los elementos que distinguen a las civilizaciones relativamente sofisticadas, si bien el hombre de Cro-Magnon era más avanzado. Los hombres de Neanderthal fabricaban bolas de pedernal, utensilios para perforar, cuchillos primitivos y colorantes minerales. Las pruebas sugieren que sepultaban a sus muertos siguiendo un rito ceremonial. Los hombres de Cro-Magnon empleaban utensilios de hueso aparte de los de piedra y se distinguieron por sus pinturas rupestres.

33.5 La manifestación más famosa del hombre de Cro-Magnon son las bellas pinturas rupestres

descubiertas en las cavernas de Lascaux (Francia) y Altamira (España). En esas pinturas, que cubren las paredes de sitios muy profundos en las cavernas, se representaron animales heridos. ¿Cuál cree el lector que sea la importancia de la ubicación y el tema de esas pinturas?

Algunos antropólogos sugieren que la ubicación remota de esas pinturas pudo deberse a que formaban parte de rituales mágicos. La representación de animales heridos pudo deberse a una forma de magia animista a través de la cual se buscaba el éxito en la cacería. Es muy probable que esos dibujos no sólo obedezcan a un impulso creativo, sino también a un incipiente sentido religioso.

33.6 La ininterrumpida evolución de los seres humanos modernos se relaciona con el establecimiento de una cultura simbólica. ¿Qué diferencia hay entre símbolo y signo?

Un signo es más directo y menos abstracto que un símbolo. El signo es una actitud o acción que indica una respuesta deseada o que comunica un sentimiento específico. Por tanto, una flecha que apunta en cierta dirección es un signo que señala directamente la acción específica que se desea. Del mismo modo, un gruñido o un puño en alto indican hostilidad. En cierto sentido, el signo contiene el mensaje.

El símbolo es más sutil y no comunica de manera intrínseca los deseos de su creador. El símbolo es una formulación abstracta que equivale a algo. Es más flexible que el signo. El mejor ejemplo de una estructura simbólica es el lenguaje. Las palabras, sean escritas o habladas, representan conceptos que no son parte inherente de las propias palabras. Cuando se dice "te amo", estas palabras comunican simbólicamente a la persona que las escucha un mensaje de afecto y apego sin que para ello importe la expresión facial de quien las pronuncia.

Una ventaja de la cultura simbólica (es decir, un conjunto de ideas y de acciones que giran en torno a símbolos) es que puede ser almacenada y transmitida de una generación a la siguiente. Los libros pueden encerrar conceptos, creencias y fórmulas de manufactura que no pueden quedar registradas en un marco biológico de DNA y enzimas. La cultura simbólica confiere a los seres humanos un enorme poder sobre su ambiente. Gracias a ella, los individuos en edad posreproductiva pueden cumplir una importante función como orientadores de individuos más jóvenes. En esa misma cultura simbólica se basa el desarrollo de las computadoras y de los instrumentos industriales y médicos que nos han permitido manipular la evolución de modo que ésta satisfaga necesidades humanas. Y lo más importante de todo: tener una cultura simbólica significa que cada generación puede echar mano de los conocimientos de generaciones pasadas y enriquecer ese acervo con los avances más recientes.

Problemas complementarios

- 33.7** Los primates poseen a) celoma. b) tres capas germinales primarias, c) pulgar oponible. d) todas las opciones anteriores, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 33.8** Es probable que todos los primates desciendan de un grupo primitivo de a) prosimios, b) anélicos, c) monos del viejo mundo, d) monos del nuevo mundo, e) *Ramapithecus*.
- 33.9** Muchos primates carecen de a) encéfalo anterior. b) intestino delgado, c) pelo, d) cola e) glóbulos rojos sin núcleo.
- 33.10** Es factible que los primates hayan surgido hace a) 1000 millones de años, b) 200 millones de años, c) 60 millones de años, d) 2 millones de años. e) 100 000 años.
- 33.11** Un babuino es ejemplo de a) primate, b) mono, c) simio. d) a y b. e) a y c.
- 33.12** Contar con una visión aguda es fundamental para los animales que viven a) en el suelo, b) en el agua, c) en los árboles, d) dentro de sociedades muy estrechas, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 33.13** El simio más distante respecto al linaje del ser humano es a) el gibón. b) el orangután, c) el chimpancé, d) el gorila, e) ninguno, pues todos son igualmente distantes.
- 33.14** Los simios jamás tuvieron rebordes frontales, a) Verdadero, b) Falso.
- 33.15** Casi todos los primates avanzados tienen hábitos solitarios. a) Verdadero, b) Falso.
- 33.16** Los driopitécidos fueron el ancestro común de los simios y los seres humanos. a) Verdadero, b) Falso.
- 33.17** Lucy fue descubierta por Louis Leakey. a) Verdadero, b) Falso.
- 33.18** Los australopitécidos eran más grandes que los seres humanos actuales. a) Verdadero, b) Falso.
- 33.19** *Homo erectus* ya utilizaba el fuego y algunos utensilios rudimentarios. a) Verdadero, b) Falso.
- 33.20** Los hombres de Neanderthal son miembros de la especie *Homo erectus*. a) Verdadero. b) Falso.
- 33.21** Es probable que todos los seres humanos desciendan de un a) tronco ancestral africano, b) un australopitécido norteamericano, c) los inuit (esquimales) del Ártico, d) un grupo de ancestros australianos, e) ninguna de las opciones anteriores.
- 33.22** El mecanismo que permite transmitir el conocimiento de una generación humana a la siguiente es a) el genoma. b) la sangre, c) el lenguaje, d) plantar árboles, e) ninguna de las opciones anteriores.

Respuestas

- | | | | | | | | |
|-------|----|-------|----|-------|----|-------|----|
| 33.7 | d) | 33.11 | d) | 33.15 | b) | 33.19 | a) |
| 33.8 | a) | 33.12 | c) | 33.16 | a) | 33.20 | b) |
| 33.9 | d) | 33.13 | a) | 33.17 | b) | 33.21 | a) |
| 33.10 | c) | 33.14 | b) | 33.18 | b) | 33.22 | c) |

ÍNDICE ANALÍTICO

- Aborto, 166
- Aceiomados, 398-399
- Ácido desoxirribonucleico (DNA)
- bacteriano, 138
 - estructura, 90-92
 - recombinante, 97
 - replicador), 96,101
 - traducción, 87,94-96
 - traducción, dirección de la, 99
 - transcripción, 87, 93-94
- Ácido ribonucleico (RNA), 87, 93, 94-95
- tipos de, 99-100
- Acidosis, 231
- Acrasiales (mohos deslizantes), 370
- Acrosoma, 50,111
- reacción del, 144
- Actina:
- celular, 42
 - molecular, 312
 - ilustración, 311
- Accidente vascular cerebral (apoplejía), 230
- Adenosinmonofosfato (AMP), 282
- Adenosintrifosfato (ATP), 56
- en las transformaciones de energía, 64
 - fosforilación de glucosa, 65, 71
 - glucólisis, 64-65, 70
- ADH (véase Hormona antidiurética)
- Adipocito, ilustración, 219
- ADN (véase Ácido desoxirribonucleico)
- Adrenalina (epinefrina), 32,197,201, 277
- Aegyptopithecus*, 413
- Aglutinación antigénica, 242
- Agua:
- adherencia del, 180
 - propiedades especiales, 16-17,22-24
- Alantoides, 148,
- cleidoico, 408
- Albura, 178
- Alcalosis,231
- Aldosterona, acción, 268,271,277
- Alelos, 98,120,
- Algas, reproducción y desarrollo, 150
- Alimentación (véase Nutrición animal)
- Alimento, capacidad de almacenamiento de, 210,221
- Altruismo, 322, 326-327
- recíproco, 327
- Aminoácidos, 27-28
- esenciales, 29, 33,215
- Amniocentesis, 125
- Amnios, 148
- cleidoico, 408
- Amortiguadores (tampones o buffers), 17
- AMP (adenosinmonofosfato), 282
- Amplexo, 160
- Anabolismo, 71
- Anemia:
- drepanocítica, 130, 332,339
 - perniciosa, 220
- Angiospermas, 171, 387,388, 390
- núcleo endospórmico de las, 157
 - reproducción y desarrollo, 152-154
 - ilustración, 152
- Anillos anuales, 183
- Animalia, 393-409 (Véanse los grupos específicos)
- Anión. 11
- Annelida (anélidos), 397, 399-400, 406-407
- Anorexia nerviosa, 219
- Anteridios:
- de las briofitas, 150,385
 - de los hongos, 379
- Anticodón, 94,100
- Anticoncepción, 165-166,169
- Anticuerpo monoclonal, técnica del, 244
- Anticuerpos, 241-242, 246, 248
- Antígenos, 240
- Antropoides, 411
- Antropomorfismo, 324
- Aparato digestivo, 207-208
- rumiantes, 210
 - ser humano, ilustración, 209
- Aparato reproductor humano:
- femenino, 162-164
 - anatomía, 163
 - ciclo menstrual, 162-164,169
 - masculino, 160-162
- Apéndice vermiforme, 213
- riesgos representados por el, 221
- Apetito, 218
- Apoenzima, 33
- Apoplejía (accidente vascular cerebral), 230
- Aprendizaje, 300
- Aptitud inclusiva, 322
- Archaeobacteria (arqueobacterias), 363
- Arco reflejo, 294-295
- ARN (véase Ácido ribonucleico)
- Arqueonion de las briofitas. 150. 385
- Arquenterón (intestino primitivo), 145, 146
- Arrecifes, 396-397
- Arterias, 225, 227, 229
- coronarias, 227
- Arthropoda (artrópodos), 399, 401-407
- cutícula, 401, 408
 - éxito de los, 407-408
- Artritis reumatoide, 248
- Asea, 376, 379
- Ascocarpo, 379,381
- Ascogonio, 379
- Ascospora, 379
- Asesoría genética, 125
- Ataque cardíaco, 227
- Átomos, 10-14,17-18
- ATP (véase Adenosintrifosfato)
- Australopitécidos, 414
- Autocatálisis, 211
- Automaticidad, 227
- Autotrofismo, 181
- Autótrofos, 206
- Auxina, 186-187,191-193
- Aves, 404
- Avitaminosis, 215,219-220
- Axón, 45, 291,302
- Axonema, 52
- Bacterias, 360-364
- fijadoras de nitrógeno, 172,181, 182
 - funciones ecológicas de las, e interacciones humanas, 362
 - morfología, 361
 - las más pequeñas, 361
 - postulados de Koch, 362, 363-364
 - y cianobacterias (algas verdeazules), 361
- Bandada Caspari, 182
- Bases nitrogenadas, 89
- ilustración, 89
- Basidio, 379-380, 381
- Basidiospora, 380
- Bastoncitos retinales, 296
- Bilateria (bilaterales), 395
- Bioenergética, 61-63
- Biología, 6,87
- molecular, 6,87
- Bioma, 344
- Biomasa, 347,349
- Biosíntesis, 61,71
- Blastodisco, 148

- Blastoporo, 145
 Blástula, 147
 Bocio, 285
 Branquias de los peces, 251-252, 257-258
 Braquiación, 3, 41
 Briofitas:
 adaptaciones terrestres de las, 333-385, 390
 y helechos, 157
 reproducción y desarrollo, 150
 ilustración, 151
 Bronquiolos, 254
 Bulbos, 178
 Bulimia, 219
 Cadena:
 de transporte de electrones (CTE), 5S-53
 ciclo de Krebs (o del ácido cítrico) y, 69
 v fosforilación oxidativa, 58-60, 69
 trófica (cadena alimenticia), 55, 341, 342, 349
 Caja homeótica, 155
 Callos vegetales, 190
 Calor:
 percepción del, 297
 pérdida de, 199
 CAM (*crassulacean acid metabolism* o metabolismo ácido de las crasuláceas), 184
 Cambium:
 suberoso (felógeno), 178
 tejido del, 171
 vascular, 177
 cAMP (AMP cíclico), 282
 Cáncer:
 como aberración genética, 136-137
 inducción de:
 hipótesis de los pasos múltiples, 140
 minimización de la, 140
 CAP (*cyclic AMP binding protein* o proteína fijadora del AMP cíclico), 134
 Capas germinales primarias, 145
 y formación de órganos, 148-149
 Capilares, 229
 Carbohidratos (hidratos de carbono), 26-27
 Carbonífero, período, 386
 Carcinógenos, 137
 neutralización de, 141
 Caries dental, 208
 Cariotipo, 106, 115
 enfermedades del (véase Enfermedades genéticas)
 Carnívoros, 206, 393
 Catabolismo, 55
 Catió, 11
 Cefalización, 290, 302, 403
 Celoma, 307, 397
 Celomados, 397
 deuterostomados, 402-405
 Drotostomados, 399, 402
 Células, 37
 estomacales ocloras, 179, 184
 en flama, sistema de, 262
 HeLa, 136
 inhibición por contacto, 136
 limitaciones dimensionales, 45, 53
 movimientos hacia el interior y el exterior de las, 45-47, 53-54
 organelos de las (véase Organetos)
 organización de las, 37, 39
 organización tisular, 43-45
 animales, 45, 53
 ilustración, 38, 46, 47
 plantas, 43-45, 53
 origen, 357
 primeras, 358
 procesamiento de información en las, 87 (Véase también Genes)
 reproducción, 104 (Véase también Meiosis; Mitosis)
 Centrifugación, 49
 Centríolos, 42, 52, 106
 Ceras, 31
 Cerebelo, 298
 Cerebro, 293, 303 -
Chlamydomonas, 369-370, 372
 Chlorophyta, 369-370, 389
 Choque, 233
 Chordata (cordados), 402-405
 Chrysophyta (crisofitas o algas doradas), 369
 Cianobacterias (algas verdeazules), 172, 361
 Ciclo:
 de Calvin-Benson, 77-78
 descubrimiento del, 82, 84
 y glucólisis, 84
 estral, 162, 169
 menstrual, 164, 169
 Ciclos:
 celulares, 104
 y ciclos de vida, 105
 circadianos, 281, 320
 Ciego, 210, 213
 Ciencia, la biología como, 2
 Cigosporas de los hongos, 150, 376
 Cigoto, 105, 143
 Culata (ciliados), 367
 Cilios, 41, 52
 Circuito homeostático, ilustración, 198
 Circulación, 225, 234, 235
 osmorregulación de la, 233
 vertebrados, 225-227, 233
 Cistón, 134, 139
 Citocinesis, 104, 107-108
 Citogenética, 124
 Clítoris, 162
 Cloaca, 160, 263
 Clonación, 97-98, 101-102
 de genes, 101-102
 Cloroplastos:
 estructura y función, 80-81, 84-85
 y mitocondrias, 84-85
 Clorosis, 190
 Cloruros, corrimiento de, 256
 Cnidaria (cnidarios), 396, 406
 Coacervados, 355
 Coagulación, 232-233,
 Código genético, 92
 cuadro, 93
 Codones, 92
 Coleoptilo, 154, 190
 experimentos con el, 190-193
 Colesterol, 31, 214
 Colon, 213
 Competencia, 321-322
 Complejo:
 (aparato) de Golgi, 40, 51
 ilustración, 41
 principal de histocompatibilidad (CPH), 50, 242
 sistemas de, 247-248
 sinaptonémico, 111
 Complemento, sistema del, 242
 Compuestos, 10, 19
 orgánicos, 27, 29
 Comunicación:
 funciones, 323
 mecanismos, 323-324
 Condensación química, 27
 Condicionamiento, 319
 Conducta, 317
 componentes, 317-320
 determinismo biológico y, 324
 modificación a través de la experiencia, 313-319
 patrones cíclicos, 320
 sexual, 320-321
 sumisa, 321
 Conductismo, 325
 Conducto deferente, 162
 Condiditorio, 378
 Conidios, 378, 381
 Conjugación:
 de hongos, 378
 de protozoarios, 367
 Conos:
 de las coníferas, 387-388
 de la retina, 296
 Constante de equilibrio, 14, 20
 Contaminación, 348-349, 352, 391
 Control por retroalimentación, 197-198
 Corazón, 225, 233
 fetal, 234
 humano, 227-228
 válvulas del, 227

- Corion. 148
 cleidoico, 408
 Cormos, 178
 Cornezuelo del centeno, 190,380
 Corpúsculos de Barr, 124
 prueba de detección, 130
 Correpresor, 133
 Cortejo, 320-321
 Cosmos, 354
 CPH {véase Complejo principal de histocompatibilidad)
 Creacionismo, 6-7, 354-355, 357-358
 Criptorquídea, 168
 Cromagnon, hombres de, 415, 417
 Cromosomas. 43
 anomalías de los, 115
 y expresión génica, 124
 como genes empaquetados, 105-106
 mapeode, 123
 mecanismos de migración de, 114
 Philadelphia, 125
 tetrada de, 108
 diagrama, 115
 traslocación, 125,137
 Cruza de prueba, 126
 Cruzas híbridas, 121-122,126-127
 CTE (véase Transporte de electrones, cadena de)
 Ctenophora (ctenóforos), 397
 Cuadrícula de Punnett, 119,120,126
 Cuello uterino, 162
 Cuerpo:
 amarillo (lúteo), 162,164
 basal, 42,52
 de fructificación, 379
 Cultura, 324
 simbólica, 417
 Cutícula foliar, 79,179
 Cutina, 383
 DDT (véase Diclorodifeniltricloroetano)
 Defecación, 213, 263
 Deficiencia, enfermedades por, 216-217, 219-220
 Dendritas, 291
 Desaminación, 70,268-269
 Desarrollo, 143
 animal, 143-149
 anfibios, 145-147
 aves, 147-148
 estrellas de mar, 145
 control de la diferenciación, 154—155,158
 humano, 149-150
 interno, 160
 ortológico, patrones de segmentación, 144-148
 vegetal, 150-154
 Descomposición, 172
 Desnutrición, 215
 Desrepresor, 133,138
 Desvanecimiento en aguas poco profundas, 259
 Deuterostomados, 397,402-405
 Diabetes mellitus, 200
 causas, 284
 Diafragma:
 anatómico, 254
 anticonceptivo, 165-166
 Diástole, 227
 Diclorodifeniltricloroetano (DDT), efectos ecológicos del, 348, 352, 391
 Dientes, 208, 220
 Difusión, 21
 Digestión y absorción, 207-214, 221, 222
 de celulosa, 220-221
 egestión, 213
 ingestión, 208-211
 Disacárido, 27
 Disfunción sexual, 166-167,169
 Diuréticos, 271
 DN A (véase Ácido desoxirribonucleico)
 Doctrina celular, 37,48
 Dominante y recesivo, caracteres, 119
 Driopitocidos, 413
 Duelas, 398-399
 Duramen, 178
 Echinodermata (equinodermos), 402
 estructura, ilustración. 403
 Ecología, 6, 341, 349
 Ecosistemas:
 anatomía de los, 341
 control del tamaño de las poblaciones, 343-344
 recirculación de nutrientes, 342-343
 dispersión de especies en los, 347
 estabilidad de los, 345-347
 alteración de la, 347-349
 flujo de energía, 341-342
 marinos. 345.351-352
 sucesión en los, 346-347
 tipos, 344-345
 Ectodermo. 145,148
 Ectotermia (poiquilotermia), 62,198
 Ecuaciones químicas, 14,19-20
 Edema, 233
 EEG (electroencefalograma), 304
 Efecto:
 de Bohr, 237
 de invernadero, 352
 deposición, 125
 Efectores, 296
 Eje hipofisoadrenal (pituitario-adrenal), 277
 Electrocardiograma (ECG), 228
 Electroencefalograma (EEG), 304
 Elementos, 10,18,19
 tabla periódica, 12-14,19
 vestigiales, 172,181
 Embolia, 236
 pulmonar, 236
 Embriogénesis, 144,157
 Embriología, principales descubrimientos, 155
 Encefalinas, 280,286
 Encéfalo, 297-300
 humano:
 evolución del, 303-304
 ilustración, 299
 mapeodel, 299
 olfatorio, 304
 Endocitosis, 47
 Endodermo, 145,148,176
 Endoesqueleto, 307-309
 desarrollo, 308-309
 y homeostasis, 309
 movimiento del, 309
 Endometrio, 149,164
 Endorfina, 280, 286
 Endotermia (homeotermia), 62,198, 200
 ventajas, 71
 Energía, 15,55
 cinética, 15,16
 fuentes primarias, 358
 ley de la conservación de la, 15, 21
 libre y entropía, ecuación de relación. 21. 22. 55-56
 Enfermedades:
 autoinmunes, 248
 genéticas, 115,124,125
 tratamiento, 125-126
 Enlace peptídico, 28
 Enlaces químicos, 11 -12,20
 covalentes, 11-12
 iónicos, 11
 Entrecruzamiento, 108,111 -112,123
 Entropía, 15,21,55
 Enzimas
 digestivas, 211-212,222
 sitio activo, 28
 Epífitas, 386
 Epigénesis, 149
 Epiglotis, 254, 258
 Episomas, 138
 Epistasis, 124
 Equisetos (colas de caballo), 386
 Erección, 162
 Ergotismo, 380
 Eritroblastosis fetal, 245
 Eritrocitos (glóbulos rojos o hematies), 231, 237
 Eritropoyetina, 231,309
 Error de muestreo, 5
 Escroto, 160
 Esfínteres, 207
 Esmog fotoquímico, 352
 Espacio perivitelino, 144,146
 Especiación, 3, 334-335

- Especie, 1,8, 334-335
- Espermatogénesis, 110-111
- Espermatozoide, 105,111,143,159
fusión con el óvulo, 144
- Espónjas, 394-395, 405
comportamiento alimentario, 406
- Esporangióforos de los hongos, 376, 377, 381
- Esporas:
bacterianas, 383
micóticas, 376-377
diseminación, 382
- Esporofilas, 151,386
- Esqueleto:
externo (véase Exoesqueletos)
hidrostático, 307
humano, 307-308
interno (véase Endoesqueleto)
- Estele, 176,183
- Esterificación, 71,200
- Esteroides, 31,277
clasificación, 34
- Estímulo, 6,186,197, 289
señal, 318
- Estímulo-respuesta, reacciones, 289
- Estivación, 253
- Estolones, 178,376,381
- Estómago, 210
- Estomas foliares, 80,179,184,389
- Estradiol, 162, 280
- Estrógenos, 280
- Estructura de Krantz, funciones, 84
- Etileno, 187,193
- Etiolación, 190
- Etología, 167, 317, 325
bases de la, 317,325
- Eubacteria (eubacterias), 360-361, 363
- Eucariotes (véase Organismos, eucarióticos)
- Eufenia, 125
- Eugenesia, 125
- Euglena*, 367,369
- Eutenia, 125
- Eutroficación, 349
- Evolución, 2, 6-7, 329-339
aceptación de la, 336
alternativas, 3. 6-7. 354-355,357-358
biología molecular de la, 333
equilibrio de punto en la, 332-233
evidencias de, 336-338
historia de la teoría de la, 329-331
antes de Darwin, 329-330
Darwin y selección natural, 330-331
malentendidos sobre la relación entre humanos y simios, 417
como proceso, 329
teoría de Lamarck de la, 3, 7,330
principal error de la, 338
(Véase también Selección natural)
- Excreción, 261-262
estructuras secundarias de, 268
invertebrados, 262-263
de nitrógeno, 261,269
peces, 263,265
- Exocitosis, 47,51
- Exoesqueletos, 307,401
desventajas, 407
- Exones, 94, 99,135,139
- Exterorreceptores, 295
- Eyacuación, 162
- Factor Rh, 245
- Fagocitosis, 47,242
ilustración, 48
- Faringe, 208,209
- Fecundación, 105,143-144
interna, 160
- Fenotipos, 119,333
determinación de los, 128,129
probabilidades de aparición de los, 128
- Feto, 150
- Fibrilación, 228
- Fibrinolisisina, 164, 233
- Filtradores, 209, 406
- Fitocromo, 188
- Flagelos, 41,52
- Floema, 44, 171, 176, 184
flujo de alimento por el, 180-181
secundario, 176,177-178
- Floración longicaule (*bolting*), 193
- Flores, 53, 388, 390-391
- Formación reticular, 298,304
- Fórmulas:
estructurales, 27,31
empíricas, 14,26,31
- Fosas nasales internas, 258
- Fosfolípidos, 29,30
ilustración, 30
- Fósiles, 8
- Fotofosforilación, 76
cíclica y acíclica, 76,83
- Fotoinducción, 193-194
- Fotoperiodicidad, 188-190,194
- Fotorrespiración, 78,81
- Fotosíntesis, 75-76
acción y espectros de absorción, 83
ecuación de la, 82
evolución de la teoría de la, 82
cuadro, 75
fase lumínica, 76-77
fase oscura (véase Ciclo de Calvin-Benson)
- fotosistemas I y II, 76,82-83
hojas C₃ y C₄ en la, 79-80
luz usada en la, 75, 84
variantes, 76-77
vía C₄, 78-80,84
- Fototropismo, 186
experimentos en, 188-190
- Frío, percepción del, 297
- Fungí (hongos), 375
como amigos y como enemigos del ser humano, 380
clasificación, 381
divisiones, 376-377
enfermedades ocasionadas por, 380
enfermedades ocasionadas por, combate de las, 381-382
estructura, 375-376
reproducción, 377-380
- Gametangio micótico, 378,381
- Gametogénesis, 110
- Gametos, 105,149
- Gammaglobulinas (IgG), 241
- Ganglios, 290, 298, 300
- Gases:
nobles, 11,14,19
presión parcial y coeficiente de solubilidad de los, 237, 257
- Gasto cardíaco, 227
- Gástrula, 145
- Gause, principio de (de la exclusión competitiva), 347
- Gemación, 167,379
- Gémulas, 118
- Gen regulador, 132
- Generación espontánea, 356
- Genes, 89,119
codificadores de información, 92
definición, 134
empalme de, 97
ligadura, 122-123 (Véase también Herencia)
- mutaciones, 7. 87. 96-97
causas, 101
partidos, 135,139
regulación en eucariotes, 134-135, 139
reproducción sexual y variabilidad de los, 112-113
variaciones en la expresión de los, 124
- Genética, 118
cáncer como aberración, 136-137
Clásica, 118, 122, 124,332
mecanismos de control en, 132
- Genotipos, 333
determinación, 128-129
predicción, 128
- Gestación, 149
- Giberelinas, 187,193
- Gimnospermas, 153,171, 387-388, 390
- Glándula:
apófisis (pineal), 281
hipófisis (pituitaria), 280,286
hormonas de la, 285
próstata, 162
tiroides, 278
extirpación de la, 285

- Glándulas. 214, 278, 279
de Cowper, 162
exocrinas, 214,275
paratiroides, 279
salivales, 209
sudoríparas, 199,268
suprarrenales, 197, 275-278, 284, 286
(Véanse también Sistemas endocrinos y las glándulas específicas)
Glóbulos blancos [véase Leucocitos]
- Glóbulos rojos {véase Eritrocitos}
Glomóculo, 264
Glucagón, 32, 204,275
Glucocorticoides, 204, 277
Glucógeno, 27, 32
control de las concentraciones de, 32
descubrimiento del, 201
Glucólisis, 56-58, 64-71
diagrama, 68
funciones celulares, 64
Glucosuria, 268
Gónadas, 280
femeninas, 162
masculinas, 160
Granulocitos, 231,246
Grasa, 29-31,34
hidrogenada (saturada), 29-30
insaturada, 30
poliinsaturada, 30
efectos saludables, 34
saturada, 29
relación con la salud, 34
Gravedad, percepción de la, 297
Grupo:
control, 2
experimental, 2
Grupos sanguíneos, 245
y paternidad, 248-249
- Habitación, 319
fatiga y, 325
Haces vasculares, células de la vaina de los, 78
Halofitas, 183
Hambre, 218
Haptenos, 247
Haustorios, 376
Helechos, 105,171,386
limitaciones de los, como plantas terrestres, 181, 390
reproducción y desarrollo, 151-152
ilustración, 152
Heme, 231
ilustración, 232
Hemofilia, 124
Hemoglobina, 231,235-236
cooperatividad de la, 256
Henry, ley de, 237,257
Hepatitis, 222
- Herbívoros. 206.341.393
Herencia, 118
búsqueda de las bases químicas de la, 88-92, 98-99
descubrimiento de la doble hélice 90-92
en los cromosomas y el DNA, 88-90
de caracteres adquiridos, 3,7,330
conceptos premendelianos, 118
mecanismo de (véase Genética)
teoría particular de la, 118
Hermafroditismo, 372
Heterogametos, 105,143
Heterogamia funcional, 159
Heterotrofismo, 181
comparado con el autotrofismo, 356-357, 358
- Hibernación, 63
Hibridomas, 244
Hidrocarburos, 26-27
Hidrólisis, 27
Hifas, 375, 381
Hígado, 214, 222
Hiperplasia, 218
Hipertensión:
esencial, 230
tratamiento, 215
Hipertiroidismo, síntomas, 285
Hipertrofia, 218
Hipotálamo, 280-281,298
Hipótesis, 1,4,5
cinética molecular, 20
de la membrana unitaria, 39, 49
endosimbiótica, 52, 361-362, 363
nula, 121
Histaminas, 281
Histonas, 92,105,139
Hojas, 176,179,385
Holoenzima, 33
Hombre;
de Beijing (Pekín), 414
de Java, 414
Homeostasis, 32, 61,196-197
control por retroalimentación, 197-198
de líquidos y electrolitos, 262,267-268
regulación:
de la temperatura, 198-200,202
del azúcar sanguíneo, 200-201, 203,213
Hominoideos, 412-413
Homo:
erectus, 414
habilis, 414
sapiens, 413, 414, 417
neanderthalensis, 414,415,417
Homólogo, 214
Hormona antidiurética (ADH), 202, 268, 271, 280
Hormonas, 186,273
- acción. 281,282
integración de la, 286
segundo mensajero, 282,286
activación gónica por, 282
ilustración, 283
concentraciones controladoras, 286-287
y enzimas, 283-284
estomacales, 275
hipotalámicas, 280-281, 286, 287
cuadro, 281
intestinales, 275
pancreáticas, 275
trópicas, 280, 286-287
vegetales, 186-188
Huevos:
cleidoicos, 157,403,408
isolécitos, 145,155
telolécitos, 145
Humano, ser:
destino del, 413-415
simios y, 416-417
Hydrozoa (hidrozoarios), 396
IgG (gammaglobulina), 241
IL-1 (interleucina 1), 244
IL-2 (interleucina 2), 244
Implantación, 149
Impronta conductual, 319
Impulso, 317
Impulsos nerviosos, 291-293, 303
conducción saltatoria de, 293,303
Individuo:
heterocigótico, 120
homocigótico, 120
Inductor, 132,138,154
Infarto, 227
Ingeniería genética, 97-98
preocupaciones en cuanto a la, 102
Inhibición por el producto final, 133
Inmunidad activa y pasiva, 246
Inmunoglobulinas, 240,241
Inmunología, 240
Insecta (insectos), 402, 407
Instintos, 317
Insulina, 34, 200, 274, 275
aplicación de, 284
oposición hormonal a los efectos de la, 203
Intercambio gaseoso, 250
aves, 258
y fotosíntesis, 256-257
y ley de Henry, 257
mamíferos, 254-255
mamíferos marinos, 259
mecanismos, 250-254
presiones parciales en la, 259
sanguíneo, 255-256
sistema humano de, ilustración, 253
sistema traqueal de, 251,257
en sistemas circulatorios, 250,257
Interreceptores, 296

- Interferón, 240
 Interleucina 1 (IL-1), 244
 Interleucina 2 (IL-2), 244
 intrones, 94, 99, 135, 139
 irritabilidad, 5-6, 186, 289
 Isogametos, 105, 159
 Isótopos, 11, 18
- Jerarquía de dominancia, 321
- Ji cuadrada (χ^2), análisis de la, 121-122
- Koch, postulados de, 362
- Krebs (o del ácido cítrico), ciclo de, 58, 69-70
- Kwashiorkor, 33, 220
- Labios mayores y menores, 162
- Lactasa, 211, 215
- Lágrimas, 268
- Laminillas de los hongos, 379, 381
- Latencia, 193
- Laterización, 351
- Leucocitos (glóbulos blancos), 231 — 232
- Ley de acción de masas, 14
- Ley de la presión parcial de Dalton, 237, 257
- Leyes científicas, 5 (*Véanse las leyes específicas*)
- Liberador, 318
- Licopodios, 386
- Ligadura al sexo, 123-124, 129
- Ligamentos, 162, 309
- Línea primitiva, 148
- Unia, 230, 233
- Linfocitos:
 B, 240, 246, 247
 T, 240, 246, 247
 auxiliares, 244
 citotóxicos, 242
 supresores, 244
- Linfonada Burkitt, 137
- Lípidos, 29-31, 34-35
- Lipogénesis, 71, 200
- Líquenes, 369, 377, 380
- Líquido seminal, 162
- Lisogenia, 134
- Lisosomas, 41, 51
- Lluvia ácida, 352
- Lógica deductiva e inductiva, 1, 4
- Lubricación vaginal, 164
- Lupus eritematoso, 248
- Macroevolución, 335-336
- Marasmo, 33, 219
- Marcapasos, 228
- Mareas roias, 369
- Mastigophora (mastigóforos), 365
- Materia gris, 299, 300
- Mecanorreceptores, 297
- Médula espinal, 300
- Meiosis, 105, 108-111
 división de:
 primera (reductora), 108-110, 114
 segunda (igualadora), 110-111, 114
 y mitosis, 114
 y recombinación durante la, 115
- Membrana celular, 39-40, 50, 53-54
 modelo del mosaico fluido, 39-40, 49-50
- Membranas extraembrionarias, 148, 157
- Memoria, 300
- Mendel, leyes de, 118-122, 127, 129
 primera (de segregación), 119-120, 129
 relación con los cromosomas, 122
 segunda (de distribución independiente), 120-121, 127
 verificación estadística, 121-122
- Menopausia, 164
- Mesodermo, 145, 147, 397
- Mesófilo, 79, 179
- Metabolismo, 5, 55, 56-61
 ácido de las crasuláceas (CAM o *crassulacean acid metabolism*), 184
- Metamorfosis, 157
- Metástasis, 136
- Método científico, 1-2, 4, 5
- Micelio, 375, 381
- Micorrizas, 172-173, 380
- Microevolución, 333, 335, 338
- Microscopio, 37, 48
- Microtúbulos, 41, 42
- Microvellosidades, 50, 211
- Mielina, vaina de, 292
- Miofibrillas, 310
 ilustración, 311
- Miosina, 43, 311-313
 ilustración, 312
- Mitochondrias, 40
- Mitosis, 43, 104, 106-108, 114
 animal:
 ilustración, 107
 y vegetal, 113
 meiosis y, 114
- Modelo de dos solutos, del funcionamiento del riñón humano, 267, 270
- Mol, 14, 20-21
- Moléculas, 10, 19
- Molleja, 208
- Mollusca (moluscos), 400-401, 407
- Monera (moneras) {véase Bacterias}
- Monocotiledóneas, 154, 388
- Monosacáridos, 26-27
- Morfogénesis, 144-148, 156
- Mórula, 144
- Mosaico. enfermedad del. 190
- Movimiento:
 amiboide, 309, 315
 ilustración, 310
 creacionista, 3
 percepción del, 297
- Mudas (ecdisis) de los artrópodos, 273, 408
- Músculo:
 anatomía y fisiología, 309-313
 cardíaco, 313
 esquelético, 310-313
 fascículos, 310
 ilustración, 311
 innervación del, 312, 314
 liso, 229, 313
 teoría del filamento deslizante de la contracción del, 310-311, 314
- Mutágenos, 97, 137
- Mutón, 134, 139
- Mutualismo, 172-173, 181-182, 351
- Nefridios, 262
 ilustración, 263
- Nefronas, 264
- Nematoda (nemátodos), 399, 406
- Nervios, 212, 291, 298, 302
 craneales, 298
- Neuronas, 45, 290-291, 294, 302
 conectaras, 289
 motoras, 290
- Neurotransmisores, 293, 294
- Nicho, 342
 simplificación y estrechamiento del, 347-348
- No disyunción, enfermedades por, 115
- Nódulos linfáticos, 233
- Noradrenalina (norepinefrina), 197, 277, 293,
- Núcleo celular, 43
 funciones y posición, 52
- Nucleosoma, 92, 105
- Nucleótidos, 89
- Número de Avogadro, 21
- Nutrición animal, 206-223
 digestión y absorción (véase Digestión y absorción)
 enfermedades por deficiencia, 215, 219-220
 hígado, 214, 222
 obesidad y trastornos dietéticos, 218-219, 222
 obtención de alimento, 206-207, y salud, 214-215, 223
 y vitaminas (véase Vitaminas)
- Nutrientes, 206
 asimilación, 213
 recirculación (reciclaje), 342-343
- Obesidad, 218, 222-223

- Oídos, estructura y función, 296
- Ojos, 296
- compuestos, 401
- tipo cámara, 408
- Olfato, 297
- Oligopéptidos, 44,211
- Oligosacáridos, 144
- Omnívoros, 206
- Oncogenes, función tumorigena de ios, 137
- Ondas encefálicas, 304
- Oparin, hipótesis de, 355-356
- Oparin-Horowitz, teoría de, 357
- Operón, hipótesis del, 132-134
- Operones, 132,138
- lac, 132-133,138
- mecanismo de control de la transcripción, 138
- Organelos, 3, 39-43, 51
- (Véase también Núcleo celular)
- eucarióticos, ilustración, 38
- importancia y origen, 361-362
- Organismo, 5-6
- Organismos:
- eucarióticos, 3,9
- procarióticos, 3, 9
- Organización social, 321-323
- Orgarofosfatos, acción, 303
- Órganos sensoriales, 296-297, 303
- Orgasmo (clímax sexual), 162
- Origen de la vida, 354
- Origen de las especies por medio la selección Natural, Sobre el (Darwin), 3, 330
- Osmoconformadores, 269-270
- Osmorregulación, 233
- Osmorreguladores, 269-270
- Osmosis, 15, 21
- Osteoporosis, tratamiento, 215
- Ovarios, humanos, 162
- Oviductos (trompas de Falopio),
- Óvulos, 105,143-144
- Oxidación, definición, 67
- Oxihemoglobina, curva de disociación de la. 236-237
- y cooperatividad, 259
- Paladar, 254
- Paleontología, 330
- Paludismo, 366-367
- Pangénesis, 118
- Paradigmas, 5
- Paramecium*, 367, 372
- ilustración, 368
- Parasitismo, 206, 357
- Parásitos, 351
- capacidad reproductiva, 372
- Parazoa (parazoarios), 394-395, 405, 406
- Pautas fijas de acción (PAF), 318
- Pelagra, 215,220
- Pelos absorbentes, 173,385
- Penicilina, 380
- Percepción visual, 296
- Periodo:
- crítico, 319
- refractario, 292
- Peristaltismo, 207, 313
- Peritonitis, 222
- Permeasa, 133
- Peroxisomas, 41,51-52
- Peso equivalente en gramos, 21
- pH:
- escala de valores, 17, 24
- mantenimiento tie la estabilidad del, 17, 24
- Phaeophyta (feofitas o algas pardas), 370
- Piioerección, 199, 404
- Pinocitosis, 47,
- ilustración, 48
- Pirámide trófica (pirámide alimenticia), 347
- Placa:
- celular, 108
- motora terminal, 294
- Placenta, 149,160
- Plantae (plantas), 383 (Véanse también las plantas específicas)
- Plantas
- (Véase también Angiospermas; Briofitas)
- anuales, 176, 388
- bienales, 176, 388
- callos en, 190
- enfermedades de las, 190
- con flores (véaseAngiospermas)
- qimnospermas, 153,171, 387-388, 390
- importancia económica, 388-389
- perennes, 176, 338
- con semilla, 386
- vasculares, 171, 385-388
- cicle del nitrógeno, 172-173, 181-182
- diferenciación tisular, 385
- divisiones de, 171
- enfermedades de las, 190
- hojas, 179
- inhibidores de las, 188
- interacciones ambientales de las, 186
- macronutrientes y micronutrientes, 172
- nutrición. 171-179
- raíces, 173-176,183,385
- tallos, 176-179
- Plaquetas, 231,232
- Plasmidios, 97,105,136
- Plasmidios, ciclo de vida, 370
- Platyhelminthes (platelmintos), 398-399, 406
- Pleiotropismo, 124
- Población, dimensiones de la:
- control de las. 343-344. 350-351
- curva de crecimiento exponencial délas, 343,350
- estables, 344
- Poliandria, 321
- Poliginia, 321
- Polimorfismo baianceado, 339
- Polisacáridos, 27, 31-32
- Polispermia, 144
- Potencial excitatorio postsináptico (peps), 294
- Potencia! Inhibitorio postsináptico (pips), 294
- Potenciales generadores, 296
- Poza gónica, 331-332, 333-334
- control de la. 333-334
- equilibrio de Hardy-Weinberg, 331 - 332,333,338
- Preferencia sexual, 166
- Presión:
- arterial, 229-230
- alta (véase Hipertensión arterial) diferencial, 230
- medición, 235
- de vapor, 15
- percepción de la, 297
- Primates, 411, 416
- características, 413
- evolución de los;
- encéfalo "olfatorio" comparado con ai encéfalo "visual" en los, 416
- ilustración, 412
- linajes de los, 4 i 1-413
- Principio;
- de Bornoull, 235
- de la exclusión competitiva (o de Gause), 347
- Probabilidad, leyes de la, 121
- Procariotes (véase Organismos, procarióticos)
- Procónsul*, 413
- Prolagos, 134
- Progesterona, 162, 280
- Prolactina, 162, 280
- Prominencia media, 162, 286,287
- Pronúcleos, 143
- Propágulos (yemas) de las briofitas, 150
- Proploectores,296
- Proporción:
- fenotípica. 119.128-129
- genotípica, 119
- Prosimios, 411
- Prostaolandinas, 281
- Protalo, 151
- Proteína fijadora del AMP cíclico (CAP o *ciclie AMP binding protein*), 134
- Proteínas, 27-29, 275n
- como enzimas, 28
- conformación de las, 28,32-33

- Proteínas, conformación de las (*continuación*)
 conjugadas, 28,33
 deficiencia alimentaria de, 33
 estructura, 28, 32
 síntesis, 93-96,99
 tipos, 28, 32-33
- Proteinoides, 356
- Protista(protistas),365
 algáceos, 365,367-370
 características en común de los, 371-372
 células de los, 371
 micoides, 370-371
 clasificación, 373
- Protooncogenes, 137
- Protostomados, 397, 399-402
- Protozoarios, 365-367
- Puentes de hidrógeno, 12
- Pulmones, 253
- Pus, 247
- Pyrophyta (pirrofitas), 367-369
- Química orgánica, 26, 31,35
- Quimiorreceptores, 297
- Quitina, 27, 50,251,373,375
 composición, 32
- Radiata (radiados), 395-397
- Rádula, 208, 400
- Raíces, 173-176,183,384
 corte transversal, 175
 haz fibrovascular de las, ilustración, 175
- Raíz profunda, 174
- Raquitismo, 220
- Reacción de lucha o escape, 197, 202, 220, 300
- Reacciones:
 endérgicas, 16,22,55,64
 exérgicas, 16,22,55,64
 químicas:
 ecuaciones representantes de, 14,19-20
 y equilibrio, 14-15, 20
- Receptores, 197, 295-296
- Recón, 134,139
- Red nerviosa, 289
- Reflejo:
 de estremecimiento, 200
 de Hering-Breuer, 255
 rotular, 294
 ilustración, 295
- Regulación de la temperatura, 199-200, 202
- Reinos, 3, 6, 8-9
- Reloj radiactivo, 354
- Represor, 132,138
- Reproducción, 6
 animal:
 asexual, 167-168
 aspectos comunes en insectos y mamíferos, 168
 investigación evolutiva sobre la, 159
 diferencial, 8
 Respiración externa, 250-256
 regulación de la, 255
- Respuesta inflamatoria, 242
- Respuesta inmune, 240, 243-244
 celular (mediada por células), 240, 242-243
 humoral, 240-241,246
 primaria y secundaria, 246-247
- teoría:
 de la selección clonal de 243-244
 instruccional de la, 243
 sexual humana, 164-165
- Retículo endoplásmico (RE), 40,51
 liso (REL), 40, 51
 rugoso (RER), 40,51
- Retrocruza, 126
- Retrovirus, 95,137
- Revolución verde, 187,389
 deficiencias, 391
- Rhodophyta (rodofitas o algas rojas), 370
- Ribosomas, 40, 43, 51
- Riñón:
 aglomerular, 270
 estructura, 263-265
 flujo sanguíneo a través del, diagrama de flujos, 270
 funciones:
 homeostáticas, 263, 267-268
 humano, 266-267, 270
 vertebrados, 263, 265
- Rituales competitivos, 321
- Rizoides:
 briofitas, 384,390
 helechos, 151
 hongos, 376
- Rizomas, 171, 178,386
- RNA (véaseÁcido ribonucleico)
- Rotífera (rotíferos), 397-399
- Sabor, 297
- Saco vitelino, 148
 cleidoico, 408
- Sacos pulmonares (filotráqueas), 401
- Sangre:
 azúcar en la, regulación, 200-201, 203,213
 circulación de la (véase Circulación)
 constituyentes, 230-231
 celulares, 231,232,237
 menstrual, 164, 233
 gasto sistólico, 227,233
- Saprotitismo, 206
- Sarcodina (sarcodinos), 365-366
- Sarcolemas, 294,310,314
- Sarcoma de Rous, virus del, 137
- Sarcómeros, 310,313-314
- Selección:
 artificial, 331,337
 consanguínea, 322
 natural, 3, 7, 330, 332, 338
 de la anemia drepanocítica, 130, 332, 339
 diversidad en la, 8
 patrones de, 335-336
 síntesis moderna, 332
- sexual, 320
- Sentido:
 de mapa, 325
 de orientación, 325-326
- Serie volvocina, 372-373
- Servomecanismos, 198
- Seudocelomados, 397,399
- Seudogenes, 135 *
- Sexualidad, 159
- SIDA (síndrome de adquirida), 244
- Simbiosis, 172,
 tipos de, 351
- Simetría radial, 395, 406
- Sinapsis, 108
- Síndrome:
 de adaptación general, 277-278
 de Down, 106
 de inmunodeficiencia adquirida (SIDA), 244-245
- Singamia, 146,381
- Sistema:
 amplificador a contracorriente:
 renal, 266-267, 270
 vascular, 202-203
 de la membrana tilacoidea, 80
 musculoesquelético,309 (Véase también Endoesqueleto; Músculo)
- nervioso, 289, 302
 autónomo (SNA), 300-301
 central (SNC), 289
 desarrollo filogenético del, 289-290
 parasimpático (SNP), 197,212, 300, 304
 periférico, 291
 simpático (SNS), 197, 300, 304 (Véase también Impulsos nerviosos; Neuronas)
- neurohumoral, 273
- porta hepático, 203-204
 ilustración, 204
- renina-angiotensina, 277
- Sistemas:
 cardiovasculares (véase Circulación)
- endocrinos, 214, 273
 de los vertebrados, 275-281

- Sistemas, endocrinos (*continuación*)
 primitivos, 273, 274
 tejido lesionado en los, 281
 (*Véanse también* Hormonas y las glándulas específicas)
 inmunes, 240-243
 radicales fibrosos, 173-174
 de transporte celular, 45-46
- Sístole, 227
- Sitio promotor genético, 93,132,138
- SNA (sistema nervioso autónomo), 300-301
- SNC (sistema nervioso central), 289
- SNP (*véase* Sistema nervioso parasimpático)
- SNS (*véase* Sistema nervioso simpático)
- Sociedades animales, 322-323
- Soluciones, propiedades coligativas de las, 15
- Soma neuronal, 291
- Somatotropina (STH), 201
- Somitas, 149, 308, 403
- Sonido, percepción del, 296
- Soplos cardíacos, 234
- Sporozoa (esporozoarios), 366-367
- Starling, ley de, 227
- STH (somatotropina), 201
- Suma:
 espacial, 294,303
 temporal, 294, 303
- "Supervivencia del más apto", 8
- Tabla periódica de los elementos, 12, 14,19
 ilustración, 13
- Tacto, percepción del, 297
- Tallos, 176-179,183
 en corte transversal, 177
- Talo, 150, 384
- Tasa metabólica:
 basal (TMB), 278
 dimensiones corporales y, 63, 71-72
- Taxonomía, 3,6,9
 primeras etapas de desarrollo como herramienta de la, 407
- Tejido conectivo, 45, 53
- Tendones, 309
- Teoría, 2,5
 del catastrofismo, 330
 celular, 37,48
 cuántica, 4
- expansiva (big bang) del universo, 354
 del flujo a presión, 180
 germinal de las enfermedades, 362
 de Muller de las energías nerviosas específicas, 295
 preformacionista, 149,155
 del uso y desuso, 7,330
 (*Véanse también las teorías específicas*)
- Termodinámica, 15-16,55-56
 leyes de la, 15,16,21-22,55
 y sistemas vivientes, 64
- Termorreceptores, 297
- Territorialidad, 321-322
- Testículos, 160,280
 descenso de los, 160-161
- Testosterona, 161,280
- Tilacoides, Ilustración, 81
- Timo, 280
- Tirosina y tiroxina, 284
 Ilustración, 285
- Tiroxina, 282
 síntesis de, 284
 tirosina y, 285
- Tizón, 190, 380
- TMB (tasa metabólica basal), 278
- Todo o nada, principio neuronal de, 292, 302
- Totipotencialidad, 154
- Trabajo, definición, 15
- Transacetilasa, 133
- Tráquea, 251,254
- Traqueidas, 44,179
- Traqueofitas (*véase* Plantas vasculares)
- Trastornos dietéticos, 218-219
- Triglicéridos, 29,34
- Trisomía, 106
- Trombo, 236
- Trombocitos, 232
- Trombosis coronaria, 236
- Tropismos, 186
- Tubérculo, 178
- Tubos espermáticos, 161
- Túbulos de Malpighi, 263
- Tumorigénesis por inserción, 137
- Unidad motora, 296,314
- Universo, 354
- Uréter, 263,264
- Uretra, 162,263
- Útero, 160
- Vacuolas, 43
 contráctiles, 262
- Vagina, 162
- Valencia molecular, 14,21
- Van der Waals, fuerzas de, 12
- Vasodilatación, 162
- Vasos:
 sanguíneos, 229
 xilemáticos, 179
- Vejiga:
 natatoria, 253
 urinaria, 263
- Vellosidades coriónicas, 149
- Venas, 225,229
 varicosas, 235
- Vesículas seminales, 162
- Via:
 de Embden-Meyerhof (*véase* Glucólisis)
 de Hatch-Slack de la fotosíntesis C₄, 78-79, 84
 metabólica, 56,64
 aeróbica, 58-61
 cadena de transporte de electrones y fosforilación oxidativa, 58-60,69
 ciclo de Krebs (o del ácido Cítrico), 58, 69, 70-71
 anaeróbica, 56-58
 glucólisis (*véase* Glucólisis)
 gluconeogónica, 58, 71,201
- Vigor híbrido (heterosis), 130, 339
- VIH (virus de inmunodeficiencia humana), 244
- Virus, 95,134,137,358
 de inmunodeficiencia humana (VIH), 244
 templados, 134
- Vitaminas, 215-218
 C, 215
 exceso de, 218,222
- Vómito, 221-222
- Vulva, 162
- Xerofitas, 183
- Xilema, 44,171,176
 movimiento de agua y minerales en el, 179-180,184
 secundario, 176,177
- Zeatina, 187
- Zona pelúcida, 144

ÍNDICE DE NOMBRES

- Aristóteles. 118,329
Avery, Oswald,98
- Bacon, Francis, 4
- Banting, Fred,275
Barr, Murray, 124
Bateson, William, 124
Bayliss, W. M.,275
Beadle, George, 98
Benson,84
Bernal, 356
Bernard, Claude, 32,196, 201, 230
Bertram, Dewart, 124
Best, Charles, 275
Blackman, F. F., 75,82
Borlaug, Norman, 389
Borthwick, H. A., 188
Boveri, Theodor, 88,122
Boysen-Jensen, P., 190
Bridges, C. B., 89, 123
Briggs, 158
Brown, Robert, 37, 48
Buffon, Comte Georges de, 7, 329
- Calvin, Melvin, 82, 84
- Cannon, Walter, B., 196-197, 204
Chailakhian, M. H., 193
Chargaff, Erwin,89
Chase, Martha, 98
Correns, Cari, 122
Crick, Francis Harry Compton, 90, 92, 96
Curtis, Helena, 350
Cuvier, Georges, 329-330
- Dale, Henry, 300
- Danielli, J. F., 49
Dart, Raymond,414
Darwin, Charles, 3, 7, 118, 190, 326, 330-332, 336-338, 343
Darwin, Erasmus, 7, 329
Dawson, 98
De Vries, Hugo, 122
Diener, T. O., 358
Dobzhansky, Theodor, 332
Dubois, Eugene, 414
Dunn, L. C.,332
Dutrochet, 37, 48
Duve, Christian de, 51
- Einstein, Albert, 15,22
- Eidredge, Niles, 333
- Feulgen, Robert, 89
- Fleming, Alexander, 380
- Flemming, Walther, 88
Ford, E. B., 338
Fox, Sidney, 356
Franklin, Rosalind,90
Gamow, George, 92
- Gause, G. F., 347
Golgi, Camillo, 51
Gould, Stephen J., 333
Griffith, Fred, 98
Gurdon, John, 158
- Haekel, Ernst, 337
- Haldane, J. B. S., 356, 357
Hamilton, W. D., 322
Hardy, G.H., 331-332,
Harvey, William, 155,225
Hatch, M. D., 78
Hendricks, S. B., 188
Hershey, Alfred,98
Hertwig, Oskar, 155
Hippocrates, 196
Hirsch, Jules, 223
His, Wilhelm, 155
Hooke, Robert, 37, 48
Horowitz, N. H., 357
Huxley, Julián, 332
- Ingenhousz, Jan, 75, 82
- Jacob, Francois, 132
- Johanson, Donald, 414
Johnson, Virginia, 167
- Kamen, Martin, 84
- Keeton, William T.,326
Keith, Sir Arthur, 413
Kettlewell, H. B. D.,338
King, 158
Kinsey, Alfred, 166
Koch, Robert, 362
Kornberg, Arthur, 100
Koshland, Daniel, 29
Krebs, Sir Hans, 58, 69
Kühne, Thomas, 5
- Lamarck, Jean Baptiste, 3, 7, 37, 48, 330, 338
- Landsteiner, Karl, 245
Lavoisier, Antoine, 55
Leeuwenhoek, Antón van, 37, 48
Lerner, I. Michael, 125
Letham, D. S., 187
Levene, P. A., 89
Linnaeus, Carolus, 329
- Loewi, Otto, 300
Lorenz, Konrad, 318, 319, 325
Lucrecio, 329
Lyell, Charles, 331
Lyon, Mary, 124,130
- McClintock, Barbara, 96
- MacFarlane, Burnett, 244
Malpighi, Marcello, 155, 225
Malthus, Thomas R., 331, 343
Mangold, Hilde, 154
Margulis, Lynn, 52, 361, 363
Masters, William, 167
Maxwell, James Clerk, 75, 82
Mayer, Jean, 218
Mayr, Ernst, 332
Mendel, Gregor, 88,118-123,126-127,325
- Mendeleeev, Dmitri, 19
Meselson, Matthew, 101
Miescher, Friedrich, 88
Miller, Stanley, 355,356
Monod, Jacques, 132
Morgan, Thomas Hunt, 122-123
- Nicholson, G. L. 39, 49
- Odum, Eugene P., 347
- Oparin, A. I., 355-357
- Pasteur, Luis, 362
- Pauling, Linus, 218
Pearson, Karl, 121
Platón, 329
Ponnamperuma, Cyril, 356
Porter, Keith, 51
Priestly, Joseph, 75,82
- Robertson, J., D., 49
- Rous, Peyton, 137
Rubin, Samuel, 84
Rubner, 72
Rutherford, Ernest (first barón of Nelson), 354
- Saussure, Nicholas Theodore de, 75, 82
- Schatz, 380
Schleiden, Matthias, 37, 48
Schwann, Theodor, 37, 48
Selye, Hans, 277
Simpson, George Gaylord, 412
Skinner, B. F., 319
Skoog, Folke, 187
Siack, C. R., 78

Spemann, Hans, 154
Stahl, Franklin, 101
Starling, E. H., 275
Steward, Fred, 97
Sturtevant, A. H. 123
Sutton, William, 122
Tatum, Edward, 98
Teilhard de Chardin, Pierre, 415
Tinbergen, Nikolaas, 318, 325, 338

Urey, Harold, 355,356
van Baer, Karl Ernst, 155
van Niel, C. B., 75, 82
Virchow, Rudolph, 37, 48
Vogt, Wilhelm, 156
von Frisch, Karl, 323, 325
von Seysenegg, Erich Tschermak,
122

Wachsman. 380
Wallace, Henry, 339
Watson, James Dewey, 90, 92, 96
Weinberg, W., 331-332
WentFritz. 188,190
Wilson,E.O.,324, 338, 341
Wolff, Friedrich, 155
Wright, Sewall, 332
Wynne-Edwards, V. C, 326

Schaum

- EL CAMPO DE LA BIOLOGÍA, COMO MUCHAS OTRAS ÁREAS CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS, HA TENIDO UN CRECIMIENTO EXORBITANTE EN LAS ÚLTIMAS DÉCADAS. ESTO SIGNIFICA, ENTRE OTRAS COSAS, QUE EXISTE CADA VEZ MÁS INFORMACIÓN POR TANTO, LOS LIBROS DE LA MATERIA REFLEJAN ESA TENDENCIA, INCLUSO A PESAR DEL CONSTANTE ESFUERZO DE LOS AUTORES POR MANTENERLOS DENTRO DE LÍMITES MANEJABLES POR LOS ESTUDIANTES.
- EL PRESENTE ES UN LIBRO EXCEPCIONAL EN EL CUAL SE HA LOGRADO AMALGAMAR DOS IMPORTANTES CUALIDADES: INCLUIR LA INFORMACIÓN MÁS ACTUALIZADA Y PRESENTAR, SIN MENOSCABOS, LOS TEMAS CON UN MÍNIMO DE TEORÍA.
- MEDIANTE LOS MÚLTIPLES Y VARIADOS PROBLEMAS RESUELTOS, SE DESTACAN ASPECTOS FUNDAMENTALES DE CADA TEMA, A LA VEZ QUE SE BRINDA AL ESTUDIANTE LA OPORTUNIDAD DE AGUZAR SU INGENIO Y REAFIRMAR SUS CONOCIMIENTOS GENERALES DE BIOLOGÍA.
- ESTA OBRA, A DIFERENCIA DE OTRAS EN SU GÉNERO, PRESENTA LA VALIOSA INCLUSIÓN DE UN CAPÍTULO SOBRE LA PALEOANTROPOLOGÍA.



ISBN 968-422-705-1